

BEITRAG ZUR ÖKOLOGIE, BIOMETRIE UND SYSTEMATIK DER MEDITERRANEN *AGLAOPHENIA* ARTEN (HYDROIDEA)

von

A. SVOBODA

Ruhr-Universität, Bochum, B.R.D.

Mit 17 Textfiguren, 13 Tabellen, und 9 Tafeln

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung	4
II. Das Untersuchungsgebiet	6
III. Material und Methode	8
A. Das Material	8
1. Die <i>Aglaophenia</i> -Arten aus Rovinj, dem westlichen Me- diterran und dem Ostatlantik	8
2. Der Zeitplan der Aufsammlungen in Rovinj	11
3. Die Nomenklatur der <i>Aglaophenia</i> -Morphologie	11
B. Die Methoden	12
1. Die Freilanduntersuchungen	12
a. Sammel- und Konserviertechnik	12
b. Strömungsmessung	12
c. Fotografische Dokumentation	14
2. Die Laboruntersuchungen	14
a. Licht- und Elektronenmikroskopie	14
b. Lichtabsorption lebender Zooxanthellen	15
c. Biometrische Messungen	15
IV. Die Ergebnisse	16
A. Die Freilanduntersuchungen in Rovinj	16
1. Topographische Verteilung	16
2. Korrelation von Reifezeiten mit der Temperatur	19
3. Ökologie	22
a. Bewegungsexposition	22
b. Lichtexposition	31
c. Substratbeziehung	38
d. Beziehung zwischen der bathymetrischen Verteilung und den edaphischen Faktoren	42

B. Die Biometrie der <i>Aglaophenia</i> -Arten Rovinjs	51
1. Hydrothekenproportionen der Arten	51
2. Einfluß der Exposition und der Jahreszeit	60
C. Systematischer Teil	61
1. Das Genus <i>Aglaophenia</i> in der Literatur	61
2. Revision der mediterranen Arten	62
a. <i>Aglaophenia octodonta</i> (Heller, 1868)	65
b. <i>Aglaophenia picardi</i> n.sp.	70
c. <i>Aglaophenia elongata</i> Meneghini, 1845	74
d. <i>Aglaophenia acacia</i> Allman, 1883	79
e. <i>Aglaophenia lophocarpa</i> Allman, 1877	82
f. <i>Aglaophenia tubulifera</i> (Hincks, 1861)	86
g. <i>Aglaophenia kirchenpaueri</i> (Heller, 1868)	87
h. <i>Aglaophenia tubiformis</i> Marktanner-Turneretscher, 1890	90
i. <i>Aglaophenia harpago</i> Von Schenck, 1965	95
j. <i>Aglaophenia pluma</i> (Linnaeus, 1758)	98
3. Bestimmungsschlüssel der Arten	102
V. Diskussion der systematischen Ergebnisse	103
VI. Zusammenfassung	106
VII. Literaturverzeichnis	108

I. EINLEITUNG

Die thecapore Hydroidengattung *Aglaophenia* ist weltweit verbreitet und umfaßt etwa 80 Arten ¹⁾, die von der Brandungszone bis in das Hadal ²⁾ die Meere besiedeln.

Die Abgrenzung der Gattung *Aglaophenia* (Lamouroux) gegen andere Gattungen der Familie der Plumulariidae ist seit Nutting (1900) definiert und seither nicht wesentlich geändert worden. Alle Arten wurden bisher ausschließlich nach der äußeren Morphologie der Peridermumhüllung beschrieben, da diese "Skeletteile" bei jeder Konservierungsmethode erhalten bleiben. Nahezu alle ökologische Information, wie der Einfluß der klimatischen Faktoren Licht, Strömung, Temperatur und Salinität im Laufe der Jahreszeiten, ging verloren, weil nur gelegentlich und ungezielt aufgesammelt wurde. Nicht immer sind die Tiefe oder das Substrat bekannt, von dem die Sammlungstücke stammen, oft nicht einmal der genaue Fundort. Es gibt

¹⁾ Nach Kirchenpauer (1872) 30 Arten, nach der letzten Revision bei Bedot (1921) bereits 74 Arten und Unterarten.

²⁾ *Aglaophenia galathea* (Kramp, 1956) aus 7000 m Tiefe.

keine einzige vollständige Aufsammlung eines kleinen Gebietes und schon gar keine lückenlose Sammlung über hunderte oder tausende Kilometer Küstenlänge. Daher sind auch nur unzureichende Daten über die Reifezeiten der einzelnen Arten bekannt und der Einfluß von Klimafaktoren auf die Reifezeit ist noch nicht erfaßt.

Aus den morphologischen und biometrischen Messungen lassen sich wohl verschiedene Typen feststellen, doch sind diese solange nicht mit Sicherheit als selbständige Arten identifizierbar, als die Korrelation mit histologischen, embryologischen und ökologischen Befunden fehlt. Trotz dieser Mängel in der Definition der *Aglaoiphemia*-Arten haben Autoren immer wieder, ohne Änderung oder gar Verbesserung der Grundlagen, bestehende Arten aufgehoben und neue hinzugefügt. Erst in den letzten beiden Jahrzehnten wurden wesentliche Fortschritte bei der Proben- und Datengewinnung entwickelt. Aus der ursprünglich rein sportlich motivierten Taucherei entstand eine wissenschaftliche Methode für ethologische, faunistische und ökologische Untersuchungen.

Mit der Tauchmethode erforschte Riedl als erster nach dem Pionier Cavolini (1756) in den Jahren 1952-56 die Hydrozoenzonierung des schattigen Litorals von Sorrent bei Neapel. Er stellte fest, daß sich die Zonierung der *Aglaoiphemia*-Arten vertikal von der Brandungszone nach der Tiefe und horizontal von exponierten Kaps in ruhige Buchten gleicht und schloß aus dem gesammelten Material auf eine kontinuierliche Reihe in bezug auf die Wuchshöhe, Hydranthendichte und Hydrothekenproportionen. Damit stimmte er mit der Theorie von Bedot (1919) und Broch (1911, 1913) überein, daß zahlreiche *Aglaoiphemia*-"Arten" nur Variationen von *Aglaoiphemia pluma* seien, und deutete die Variationen als Strömungsmodifikationen. Aus dem Material der Tyrrhenia-Expedition (1952, 1954, 1956) (Riedl, 1959) konnte aber nicht eindeutig geschlossen werden, wieweit sich die Gestalt von *Aglaoiphemia* ausschließlich in Abhängigkeit von der Wasserbewegung ändert.

Professor Riedl schlug mir im Rahmen einer ökologischen Litoralstudie vor, diese Frage durch experimentelle Untersuchungen im Freiland und im Labor und durch biometrische Meßreihen zu klären. Ihm danke ich an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und für seine rege Anteilnahme am Verlauf der Arbeit. Herrn Professor Schaller danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, Professor L. Rossi für die Starthilfe beim Bestimmen der Arten, meinen Kollegen und Freunden Dr. W. Katzmann, Dr. B. Velimirov, Dr. H. Zibrowius, Dr. K. Hiscock, Dr. A. Castrić-Fey und dem leider früh verstorbenen Dr. H.-E. Schmidt für die Beschaffung von Belegmaterial aus dem Mittelmeer und Atlantik, sowie den Direktoren und Fachkollegen der Zoologischen Museen, die mir die Bearbeitung des Sammlungs-

materials ermöglichten. Dipl. Ing. R. Machan verdanke ich den elektronischen Strömungsmesser. Der österreichische "Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" finanzierte den Aufbau und Unterhalt des Meerwasserlaboratoriums und mehrere Sammelfahrten nach Jugoslawien und Italien (Projekte Nr. 504, 655, 798, 1305, 1113 und 1705). Herrn F. Theissen, Ruhr-Universität Bochum, danke ich für die Anfertigung mehrerer Zeichnungen und Herrn Professor W. Vervoort für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Belegstücke zu allen Arten befinden sich im Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Niederlande, wo auch die im Laufe dieser Untersuchungen hergestellten Präparate aufbewahrt werden.

II. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Für die Freilanduntersuchungen und die Aufsammlungen wurden die Küste und die Inseln von Rovinj (Istrien, nördliche Adria) ausgewählt.

Die Adria, ein Nebenmeer des Mittelmeeres, besteht morphologisch aus drei Teilen. Die südliche Adria ist durch ein Tiefenbecken, das 1300 m Tiefe erreicht, charakterisiert. Der Mittelteil der Adria, dessen Nordgrenze zwischen Zadar und Ancona zu ziehen ist, besteht aus mehreren kleinen Becken und Schwellen, die bis 300 m tief sind. Nördlich dieser Grenze unterschreitet dieses Schelfmeer nicht mehr die 70 m Isobathe. Der nördlichste Zipfel der Adria, oberhalb der Linie Pula-Podelta, ist nur mehr maximal 40 m tief und steigt nach Norden und Westen allmählich an. Die istrische Küste ist eine verkarstete Steilküste aus flachliegenden, massigen jurassischen und kretaceischen Kalken mit einer intensiven Küstengliederung in Buchten und Inseln. Während der pleistozänen Absenkung des Meeresspiegels entstanden zahlreiche, heute unter Wasser liegende Karsthöhlen und einzelne Dolinen, die bis auf 50 m Tiefe abgesunken sind.

Die Sedimente bestehen hauptsächlich aus schlamm- und detritus-vermischten Kalksand. Die Sedimentationsrate ist nach den letzten Untersuchungen (Paul, 1970) an der istrischen Küste außerordentlich gering, dagegen an der N- und NW-Küste durch den Sedimenttransport der italienischen Alpenflüsse vergleichsweise hoch. Die geringe Sedimentationsrate führt an der istrischen Küste zur Ausbildung ausgedehnter, dem Küstenverlauf folgender, sekundärer Hartböden, deren Hauptbestandbildner Corallinaceen und Bryozoen sind.

Die gegen den Uhrzeigersinn laufende Strömung im Mittelmeer entsendet einen nördlichen Ausläufer, der längs der O-Küste der Adria nach NW fließt und mitteladriatisches Tiefwasser von relativ hoher Salinität (bis 38,5‰) bis an die istrische Küste bringt. An der NO-Ecke der istrischen

Halbinsel biegt der Strom nach W und läuft dann längs der italienischen Adriaküste nach S. Die Strömung erreicht an der istrischen Küste bis 250 m/h und bei Überlagerung durch die Gezeitenströmung sogar 500 m/h (Mosetti, 1967). In schmalen Rinnen zwischen der Küste und den Inseln können lokale Strömungen von 1-2 km/h auftreten. Der Tidenhub beträgt normalerweise etwa 0,5 m, in der Zeit zwischen Dezember und März können jedoch Werte bis über 1 m erreicht werden.

Die Hydrographie der nördlichen Adria ist infolge der geringen Wassertiefe wesentlich stärker vom kontinentalen Klima beeinflusst als der mittel- und südadriatische Raum mit seinen großen Meerestiefen. Dadurch ändern sich beispielsweise die Parameter Temperatur, Salinität, Sauerstoffsättigung hier wesentlich stärker unter dem jahreszeitlichen Einfluß als im Süden. Die Salinität schwankt zwischen 33-38‰, wobei die tiefen Werte im Frühling und Sommer durch die Schneeschmelze in den Alpen bewirkt werden (Vatova, 1933; Škrivanić, 1968). Bei Westwind kommt es so zu einer oberflächlichen Überschichtung des dichten mitteladriatischen Wassers durch das Wasser des Po. Diese Überschichtung kann sich bis nach Rovinj erstrecken (Škrivanić, pers. Mitteilung).

Zwischen April und Oktober bildet sich in der Nordadria eine Thermokline aus, die im November nach der Abkühlung des Wassers durch Konvektion zerstört wird. Als Minimaltemperaturen sind im Februar durchschnittlich 8-9°C zu messen, im Hochsommer werden Oberflächentemperaturen von 24-26°C erreicht (Abb. 3). Mit Ausnahme kurzer Perioden im Hochsommer, in denen in bodennahen Schichten ein Sauerstoffdefizit herrscht (Sättigung von 90%), ist das Wasser in allen Schichten sauerstoffgesättigt. Nach Nümann (1941) ist der Nährstoffhaushalt der nördlichen Adria arm und kommt an die Verhältnisse in tropischen Meeren heran. Nach neueren Messungen aber (Škrivanić, im Druck) reicht die P, Si und N-Konzentration durchaus an die im Englischen Kanal heran.

Zwei bevorzugte Windrichtungen sind festzustellen: die von N kommende, trockene und kühle Bora, die normalerweise von Schönwetter begleitet ist, und der aus dem SO kommende Scirocco (Jugo), der im Winter zu anhaltenden Niederschlägen führt. Im Zusammenhang mit der hohen Nährstoffkonzentration, der durch die geringe Tiefe bedingten guten Konvektion und der bis in die Bodenwasserschichten reichenden euphotischen Zone, ist die hohe Produktionsrate an Plankton und Fischen verständlich (Seybold, 1934; Jerlov, 1958; Škrivanić, 1966).

Im Bereich von Rovinj zeigt die Küste einen Verlauf von SO nach NW (Abb. 2). Von der Hospitalhalbinsel im N Rovinjs ausgehend liegen fast alle küstennahen Erhebungen wie Inseln und Kaps auf einer N-S-Achse. Die

bedeutendsten davon sind außer der Hospitalhalbinsel der Stadtfelsen von Rovinj, die Insel Katarina, Kap Montauro, die Inseln Sv. Andrija, Sturago und Sveti Ivan na Pućini. Etwa 1 km westlich der Insel Katarina liegt noch abseits die kleine Insel Banjole und westlich, der Hospitalhalbinsel vorgelagert, die beiden gleichnamigen Inseln Figarola.

Die Wassertiefe sinkt auf der W und SW-Seite der Inseln innerhalb einer Entfernung von 50-100 m auf 38-42 m und steigt dann allmählich wieder auf 32-34 m an. Nur die Insel Banjole hat auch nach der Landseite einen so steilen, tiefen Abfall. Im Küstenbereich reicht der primäre Hartboden nur bis zu einer Tiefe von 4-6 m und die 30 m-Isobathe liegt meist viele hundert Meter vom Ufer entfernt.

Rovinj bot sich aus zahlreiche Gründen für eine ausgedehnte ökologisch-faunistische Untersuchung der *Aglaophenia*-Arten an. Durch seine in der Faunistik traditionsreiche Meeresstation zählt es zu den Meeresgebieten des Mediterrans, die während der letzten 100 Jahre sehr intensiv erforscht wurden. Die starke Küstengliederung schafft eine große Zahl unterschiedlich exponierter Biotope, die wegen der geringen Tiefe für Aufsammlungen und Experimente leicht zugänglich sind. Außerdem ließen die relativ zum übrigen Mittelmeer extrem erscheinenden hydrographischen Bedingungen eine schärfere Trennung der ökologischen Nischen erwarten. Zum Vergleich mit den von Riedl (1959) in Neapel untersuchten *Aglaophenia*-Biotopen ist dieser Umstand von besonderer Bedeutung.

III. MATERIAL UND METHODE

A. DAS MATERIAL

1. Die *Aglaophenia*-Arten aus Rovinj, dem westlichen Mediterran und dem Ostatlantik

Bei Berücksichtigung der Revision der mediterranen Arten (Tab. 1, Kap. IV C 2) kommen in Rovinj 6 *Aglaophenia*-Arten vor: *A. octodonta* (Heller, 1868), *A. picardi* n.sp., *A. elongata* Meneghini, 1845, *A. kirchenpaueri* (Heller, 1868), *A. tubiformis* Marktanner-Turneretscher, 1890, und *A. harpago* Von Schenck, 1965. Im westlichen Mittelmeerbecken sind darüber hinaus folgende, auch im Ostatlantik verbreitete Arten zu finden: *A. acacia* Allman, 1883, *A. lophocarpa* Allman, 1877, *A. tubulifera* (Hincks, 1861), und *A. pluma* (Linnaeus, 1758).

Zu Vergleichszwecken stand noch Material aus Portugal, Nordspanien, Westfrankreich (Roscoff), England (Scilly Islands und Irische See), von den Azoren und aus Südafrika zur Verfügung, auf das in der vorliegenden Arbeit nur im systematischen Teil eingegangen werden kann. Auch wurden einige Sammlungen mit mediterranen, atlantischen und tropischen Arten im

TABELLE I
Vergleichsmaterial aus dem Mittelmeer.

	<i>A. octodonta</i>	<i>A. pluma</i>	<i>A. picardi</i>	<i>A. elongata</i>	<i>A. kirchenpaueri</i>	<i>A. tubiformis</i>	<i>A. harpago</i>	<i>A. lophocarpa</i>	<i>A. tubulifera</i>	<i>A. acacia</i>
Adriatische Funde										
Rovinj	X		X	X	X	X	X			
Portoroz	X		X			X	X			
Inseln Krk und Prvić	X		X	X	X	X	X			
Medvea (Golf v. Rijeka)	X									
Insel Korfu	X			X		X				
Dubrovnik	X				X	X	X			
Übriges Mittelmeer										
Golf von Tarent						X				
Insel Filicudi (Sizilien)			X		X	X	X	X		
Strasse von Messina	X		X	X	X	X	X	X		X
Golf von Sorrent	X		X		X	X	X			X
Monte Argentario (Orbetello)	X		X	X	X	X	X	X		X
Insel Sardinien						X				
Insel Elba	X		X	X	X	X	X			
Secca di Maloria (Livorno)			X		X	X	X			
Insel Tinetto (La Spezia)	X		X	X	X	X				
Portofino (Genua)	X		X	X	X	X	X	X		
Insel Malta	X		X		X	X				
Golf von Marseille	X				X	X		X		
Kap Bon (Tunesien)					X					X
Golf von Volos						X				
Insel Alboran (Spanien)									X	
Almería (Spanien)	X	X	X		X	X		X		X

Zusammenhang mit der Revision gesichtet: Naturhistorisches Museum, Wien (Sammlung Marktanner-Turneretscher); Zoologische Sammlungen des Bayerischen Staates, München (Sammlungen Stechow, Kühn, Bedot, Küken-thal, Warren, Lobianco und Valdivia Expeditionsmaterial); British Museum

TABELLE 2
 Sammlungsorte und Sammeltermine für Rovinj.

Sammlungsort	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Katarina				1969		1968	1968				1968	
			1970					1970	1970	1970	1969	1970
Banjole	1971	1971					1971	1971				
				1969	1969		1968	1968	1968	1968	1968	1968
	1970	1970	1970	1970	1970							1970
Sv. Andrija, Azino	1971		1971				1971					
				1969			1968	1968	1968		1969	
			1970							1970		1970
Sv. Ivan na Pučini		1971					1971					
						1968	1968	1968	1968		1969	1969
			1970								1970	
Figarola, Stadtfelsen							1971					
Rt. Križ						1971	1971	1971				
						1971	1971	1971				

(Natural History), London (Sammlungen Allman, E. T. Browne, Rees); Linnean Society, London (Sammlung Linnaeus); Zoologisk Museum, Universität Oslo (Sammlungen Broch, Sars); Hrvatski Narodni Zoološki Muzej, Zagreb (Sammlung Babić); Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie, Marseille (Sammlung von den Calypso-Untersuchungen); Museo Civico Naturale Triest (wahrscheinlich Graeffe-Sammlung); Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (Sammlung Vervoort, Snellius Expedition, Vema Expedition). Außerdem stellte die Zoologische Station, Neapel, den Typus von *A. harpago* zur Verfügung.

Leider sind die Typen der meisten mediterranen Arten verschollen. Für die fehlenden Holotypen werden in dieser Arbeit Neotypen, und bei vorhandenem Material ein Lectotypus festgelegt.

2. Der Zeitplan der Aufsammlungen in Rovinj

Um Aussagen über die Reifezeiten der *Aglaophenia*-Arten im Untersuchungsgebiet machen zu können, wurden in den Jahren 1968-1972 an 6 Lokalitäten zu verschiedenen Jahreszeiten alle vorkommenden Arten gesammelt. Bedingt durch die kalte Witterung zwischen Dezember und März sind in diesem Zeitraum eine geringere Anzahl von Proben gesammelt worden (Tab. 2).

3. Die Nomenklatur der *Aglaophenia*-Morphologie

In dieser Arbeit sind die von Von Schenck (1966) eingeführten Begriffe für den morphologischen Aufbau der Aglaophenien verwendet, weil ein Teil der bisher gebräuchlichen Begriffe mißverständlich oder veraltet ist.

Im folgenden ist eine Übersicht gegeben:

- Abortivhydrothek — Pseudonematothek = "Apophyse", Bedot (1919), rudimentäre Hydrothek des Kaulussegments, an der die Kladien inserieren.
- Apicalstolon — stolonale Fortsetzung kormidaler Sproßachsen (Abb. 14).
- Basalstolon — dem Substrat entlangwachsender Stolon.
- Corbulacosta — Rippe der Corbula, bestehend aus Metabasiskladium und Nematokladium.
- Frontale Seite des Kormoids — die Seite, nach der die Zoide des Kormoids gerichtet sind.
- Intersegment — bei *Aglaophenia*: zwischen die kladien tragenden Segmente des Kaulus eingeschobene Segmente mit einer Nematothek (Abb. 17).
- Kaulus — monosiphone Hauptsproßachse des Kormoids.
- Kladium — von der Rhachis (des Kaulus oder Ramus) abgehendes Primärmonopodium, aus Kormidien zusammengesetzt.
- Kormidium — aus Hydrothek und den Nematotheken integrierter Komplex.
- Kormoid — jeweils einen Kaulus besitzender, kormaler Komplex.
- Kormus — Gesamtheit aller verbundenen Strukturen.
- Marginalzähne — Zahnung des Hydrothekenrandes.
- Mesiale Nematothek — unpaare Nematothek unterhalb der Hydrothek eines Kormidiums.
- Metabasiskladium — Kladium, welches Parakladien trägt und reduziert ist.
- Monosiphon — rein kormidiale Sproßachse.

- Nematokladium — Parakladium mit reduzierten Hydrotheken.
 Parakladium — von Kladien ausgehendes weiteres Kladium.
 Pedunculum — primär monopodialer Teil einer Sproßachse, welcher distal zur Rhachis wird, hier der Stiel der Corbula, der nur aus einem Kormidium besteht.
 Primärmonopodium — eine aus Kormidien bestehende Sproßachse.
 Prosegment(e) — Vorsegment - bei *Aglaophenia* erste(s) Segment(e) des Kaulus mit einer Nematothek aber ohne Kladium (wahrscheinlich rudimentäres Kormidium des ursprünglich primärmonopodialen Kaulus) (Abb. 13).
 Pseudonematothek — siehe Abortivhydrothek.
 Ramifikation — dichotome (*A. tubiformis*); frontale, rhachiale (*A. acacia*); laterale (*A. kirchenpaueri* und *A. elongata*).
 Ramus — Sproßachse erster oder höherer Ordnung, von einer Rhachis ausgehend.
 Rhachis — sekundäres Monopodium mit verstärkter Sproßachse, bei *Aglaophenia* ist die Hydrothek der Kormidien auf die Abortivhydrothek reduziert.
 Septum — Einschnürung des Periderms der Kormidien, einschließlich der Sproßachsen — intrathecales: das, die Hydrothek teilende von frontal nach versal verlaufende Septum bei *A. kirchenpaueri*. Die intrathecalen Septen der übrigen Arten, die von versal nach frontal verlaufen, werden hier intrathecale Leisten oder Falten genannt (Taf. 6).
 Versalseite (des Kormidiums, Kaulus oder Kormoids) — die von den Hydrotheken oder Nematotheken abgekehrte Seite, Sproßachse.
 Zoidfläche — eine aus zwei gegeneinander geneigten Ebenen bestehende Fläche. In diesen Ebenen liegen jeweils die Zoide der linken sowie der rechten Kladien.

B. DIE METHODEN

1. Die Freilanduntersuchungen

a. Sammel- und Konserviertechnik. — Zum Aufsammeln der Proben diente die Tauchmethode mit und ohne Gerät. Dabei wurden sowohl die Küstenlinie als auch Profile bis in eine Tiefe von 50 m und einer Küstentfernung von 300 m abgeschwommen.

Nach kurzer Übung konnten die *Aglaophenia*-Arten von den übrigen Plumulariiden unterschieden und ohne optische Hilfsmittel bestimmt werden. Die Belegstücke, Kormen mit bis zu vielen hundert Kormoiden wurden ausnahmslos mit ihrem Substrat aufgesammelt, in nummerierte Plastikbeutel gefüllt und nach dem Auftauchen in 4% Formol-Seewasser fixiert. Fundtiefe, Licht- und Strömungsverhältnisse wurden noch am Probenort auf Unterwasserschreibtafeln notiert.

b. Strömungsmessung. — Es war wichtig, Daten über die Strömungsgeschwindigkeit an *Aglaophenia*-Standorten zu erhalten, um die unterschiedlichen Expositionen zu vergleichen. Dazu wurde ein Turbinenströmungsmesser entworfen, dessen handliche Form es gestattete, in kurzer Folge Strömungsmessungen in verschiedener Tiefe vorzunehmen. Die Konstruktion sollte ein Gerät erbringen, in dem Druck- und Temperaturabhängigkeit kompensiert, ein kleiner Querschnitt der Meßfläche und präzise Ablesbarkeit gewährleistet waren (Taf. 4b).

Eine achtflügelige Turbine aus PVC rotiert auf einer Edelstahlwelle sitzend in Rubinlagern. Die Drehzahl ist, bis auf die geringen Verluste durch Reibung und Turbulenz, der Strömungsgeschwindigkeit proportional (Eichtabelle, Abb. 1).

Zur elektronischen Drehzahlmessung entwickelte R. Machan die Schaltung. Durch eine Brückenschaltung, deren eine Hälfte zwei Seewasserstrecken zwischen drei Elektroden bilden, wird eine der Drehzahl proportionale Impulsfrequenz gewonnen. Die Impulse entstehen dadurch, daß in einer der Seewasserstrecken der Stromweg bei Durchgang der isolierenden Turbinenschaufel zwischen den Elektroden verlängert und der Widerstand dabei

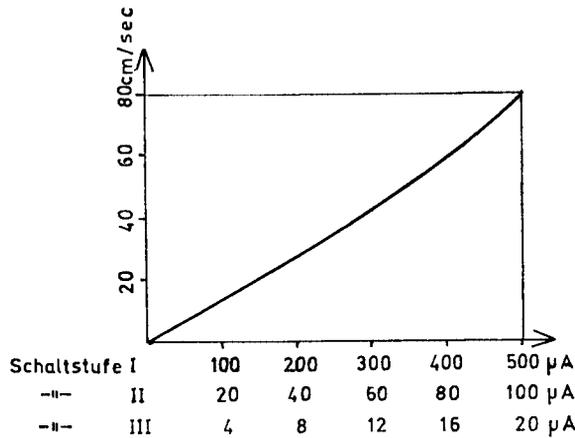


Abb. 1. Eichkurve des Handströmungsmessers.

erhöht wird. Die zweite, ungestörte Strecke soll die Kompensation von Änderungen der Leitfähigkeit des Seewassers ermöglichen. Ein astabiler Multivibrator erzeugt die zum Betrieb der Brückenschaltung erforderliche Hochfrequenz. Nach Gleichrichtung der Brückenfehlerspannung werden die Impulse, die durch die Schaufeldurchläufe entstehen, in einem Schmitt-Trigger in Rechtecke geformt und einem monostabilen Multivibrator zugeleitet, der für jeden ankommenden Impuls einen Stromstoß konstanter Höhe und Dauer angibt. Der Mittelwert dieser Stromimpulse ist dann nur noch ihrer Häufigkeit und somit der Turbinendrehzahl proportional. Die Mittelwertbildung wird dabei im Anzeigeelement selbst durch dessen Trägheit vorgenommen. Das Gerät ist mit Halbleitern gebaut und mit einer 9 V Batterie zu betreiben.

Zur Messung wird das Instrument in die Strömung gehalten und die Turbine nach den driftenden Partikeln möglichst senkrecht zur Strömungs-

richtung ausgerichtet. Da das Augenmerk bei den Messungen auf die maximale mechanische Belastung der Hydrozoenfächer gerichtet war, genügte die Bestimmung der Durchschnittswerte der Strömungsmaxima aus 10-20 aufeinanderfolgende Messungen.

c. Fotografische Dokumentation. — Jahreszeitliche und experimentell verursachte Änderungen in *Aglaophenia*-Beständen wurden fotografisch registriert und dokumentiert. Zu diesem Zweck wurde eine Kleinbild-Unterwasserkamera Calypso-Nikkor durch Austausch des normalen Objektivs gegen eine Makrooptik (Leitz Summar 1:4,5/80 mm) speziell für Makroaufnahmen adaptiert, die mit einem Zwischenring versehen, wasserdicht in das Kameragehäuse eingesetzt war.

Zur Beleuchtung diente ein wasserdichter Elektronenblitz, der das Objektiv frontal anleuchtete. Um den festen Auflagerahmen herum waren 3 Spiegel angebracht, die das Blitzlicht zusätzlich noch auf das Objekt richteten. Durch diese laterale Zusatzbeleuchtung hellten sich die durchscheinenden Hydrozoen stark auf und hoben sich dadurch besser vom Untergrund ab.

Die Aufnahmen erfolgten auf Schwarzweiß-Negativfilm und Color-Dia-positivfilm.

2. Die Laboruntersuchungen

a. Licht- und Elektronenmikroskopie. — Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden die mit Bouin (Romeis, 1968) oder in 10% Formol/Seewasser ohne Betäubung fixierten Hydrozoenstöcken nach dem Entwässern über die Alkoholreihe in Paraffin eingebettet und mit dem Reichert Serienschmittmikrotom nach Minot auf 5 μm geschnitten. Die Routinefärbung erfolgte mit Hämalaun-Eosin (Romeis, 1968).

Als Schnellnachweis der Zooxanthellen bewährte sich die Jod-Stärke-Reaktion ihrer Reservestärke mit Jod-Jodkalium Tinktur ¹⁾. Mit Chlor-Zink-Jodlösung nach Schultz (Stempel & Koch, 1923), die auch die Zellulosemembranen anfärbt, ließen sich die Zooxanthellen nach mehrstündiger Einwirkung sogar in 100 Jahre alten Trockenpräparaten nachweisen (Taf. 8c1,2).

Zur Geschlechtsbestimmung der Gonophoren (vor allem unreifer Gonophoren) eignet sich das Anfärben der Öltröpfchen des Dotters der Eizellen mit alkoholischer Sudan-III-Lösung in Quetschpräparaten (Taf. 7).

¹⁾ Die epibiontisch auf den Hydrotheken von *A. tubiformis* und *A. octodonta* lebenden Foraminiferen ingestieren gelegentlich Zooxanthellen, die sich ebenfalls mit Jodlösung anfärben (Taf. 8c2).

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen der Zooxanthellen wurden die Hydrozoenstöcke bei Raumtemperatur 24^h in 2% Glutaraldehyd, gepuffert (pH 7,2) mit 0,1 m Natriumkakodylat und 0,25 m Saccharose (nach Manton & Parke, 1965) fixiert. Die Nachfixierung nach dem Spülen in Pufferlösung in 2% OsO₄-Lösung dauert 1^h. Die Entwässerung und Einbettung in Epon erfolgte nach der Routinemethode. Die Schnitte wurden mit dem Reichert OMU₂ Mikrotom mit Diamantmesser auf 70-80 nm geschnitten, mit Uranylacetat und Bleicitrat doppelt kontrastiert und auf dem Zeiss EM9S ausgewertet.

b. Lichtabsorption lebender Zooxanthellen. — Die Zooxanthellen (*Gymnodinium microdriaticum* (Freudenthal) wurden durch Quetschen der Kauli von *A. harpago* auf einem Objektträger freigesetzt und mit dem Mikroskop-Photometer MPV (Leitz) im Durchlicht photometriert. Als Mikroskop stand das Leitz-Ortholux II, mit dem Immersionsobjektiv PV Apo-Öl 90/1,15 n zur Verfügung. Die als Lichtquelle dienende Niedervoltlampe (6V, 30W) war mit einem Spannungsstabilisator (Pantam Konstanter, Gossen) versehen, die Filterung erfolgte über ein Interferenzverlauffilter von Schott-Mainz (Veril B 60, Halbwertsbreite ca. 30 nm bei T max/2) im Bereich von 400-700 nm. Als Photomultiplier stand die Einrichtung von Knott-Elektronik (Type MFLK) und als Anzeigegerät das Lichtmarkengalvanometer von Norma, Wien, zur Verfügung.

c. Biometrische Messungen. — Zur Erfassung der Variationsbreite der in Rovinj vorkommenden *Aglaophenia*-Arten wurden biometrische Messungen der Hydrotheken durchgeführt. Dazu wurden von einem Kormoid des Kormus einige Kladien mit dem Skalpell abgetrennt und auf einer Wärmeplatte bei 40-50°C in Glycerin-Gelatine eingebettet. Durch die versade Krümmung der Kladien lagen die Hydrotheken meist genau lateral. Wenn das nicht der Fall war, konnte die Lage noch durch Verschieben des Deckglases korrigiert werden. Die Deformation der Hydrotheken durch den Druck des Deckglases vermieden Abstandhalter (Plastikstreifen) mit 0,2-0,3 mm Dicke.

Alle Hydrotheken wurden mit Hilfe des Zeichentubus des Mikroskops Leitz Laborlux im Maßstab 1:200 gezeichnet und die Zeichnung vermessen. Eine Kontrolle auf Verzeichnungsfreiheit des Zeichentubus ergab, daß er für diesen Zweck ausreichend korrigiert war. Die für die Vermessung ausgesuchten Hydrotheken stammten alle etwa aus der Mitte eines Kladiums und zeigten durch optische Koinzidenz der lateralen Nematotheken, daß sie genau lateral eingebettet waren.

IV. DIE ERGEBNISSE

A. DIE FREILANDUNTERSUCHUNGEN IN ROVINJ

1. Topografische Verteilung

Zwischen Rt. Križ (Punta Croce) und der Rt. Barabiga (Abb. 2 und Tab. 3) kommen entlang der Küste im seichten Felsitoral *A. octodonta* und *A. tubiformis* zwischen 1-3 m Tiefe vor. Vereinzelt finden sich hier auch kleine Kormen von *A. picardi*.

Der einzige größere Bestand von *A. harpago* bei Rovinj ist am S-Ufer der

TABELLE 3

Arten und Probenorte in Rovinj. Die Zahlen beziehen sich auf die Probenorte der Karte Abb. 2.

	<i>A. octodonta</i>	<i>A. picardi</i>	<i>A. elongata</i>	<i>A. kirchenpaueri</i>	<i>A. tubiformis</i>	<i>A. harpago</i>
Rt. Križ	2	2			2	1
Rt. Barabiga	3					
Figarola	4	4			4	5
Hospitalhalbinsel		6				
Stadtfelsen	7	7				
Katarina	8,9	8,9			9	
Banjole	11,12	11,12	13	11,12	11,12	
Ažino	15	14			15	
Sv. Andrija	16,18	16	19	18	16,17,18	
Hr. Sv. Ivan na Pučini	25	23,25	20,21	23,25		
			22,24,26			

Mündung des Limskikanals in der *Cymodocea*-Wiese zwischen 10-12 m Tiefe zu finden. Daneben gibt es einige wenige Kormen auch bei den Inseln Figarola.

Im Stadtbereich von Rovinj, zwischen der Spitalshalbinsel und dem Rt. Korente, tritt mit Ausnahme des "Stadtfelsen" kein weiteres *Aglaophenia*-Vorkommen auf. Auf diesem Kap, das im Ortsgebiet liegt und stark wellenexponiert ist, finden sich in geringer Tiefe (0,5-2 m) zahlreiche, auffallend

dichte Bestände von *A. octodonta* und in abgeschirmten Lagen (z.B. an der Rückseite des Hydrographenhäuschens) ausgedehnte Kormen von *A. picardi*. Wie aus Herbarsammlungen (Institut Ruder Bošković, Rovinj) hervorgeht, gab es früher auch *A. tubiformis*, doch ist diese Art seit etwa 10 Jahren von hier verschwunden. Sie findet sich erst wieder südlich des Rt. Korente, mitten im Kanal zwischen dem Kap und der Insel Sv. Andrija (Probenort 17) in 15 m Tiefe.

Auf den der Stadt vorgelagerten Inseln kam es in den letzten Jahren ebenfalls zu einem starken Rückgang von *A. tubiformis* und teilweise auch von *A. octodonta*. Reste von ehemals sehr reichen Beständen sind noch am NO-Ufer der größeren der beiden Figarolainseln zu finden, vor Katarina fehlen die Seichtwasserbestände von *A. tubiformis* bereits vollständig. Ähnliche Verhältnisse zeigten sich im Laufe der Untersuchung an der O-Küste von Sv. Andrija. Hier fehlte der 1969 noch sehr dichte *A. tubiformis* Bestand zwischen 0,5 und 2 m Tiefe 1971 bereits völlig. In 3-4 m Tiefe trieben die Stolonen 1970 noch aus. Die gleiche Entwicklung spielte sich wenige hundert Meter nördlich, am SO-Ende der Insel Asino ab. Auch hier sind *A. tubiformis*-Kormen nur noch in 15 m Tiefe vorhanden.

An der W-Seite von Sv. Andrija und Sv. Ivan na Pučini scheint es dagegen auch früher keine Seichtwasserbestände von *A. tubiformis* gegeben zu haben, auf Sv. Ivan nicht einmal in größerer Tiefe. Dagegen sind die noch heute vorkommenden Kormen dieser Art bei Broch (1911) erwähnt, der hier Material mit der Dredge gewinnen konnte. Das reichste Vorkommen von *A. tubiformis* findet sich auf der Insel Banjole, vom Gezeitenbereich bis in 20 m Tiefe. Seit 1972 sind jedoch auch diese Bestände im Rückgang begriffen.

A. octodonta und *A. picardi* kommen im Gegensatz zu *A. tubiformis* auf allen untersuchten Inseln vor. In der Regel ist *A. octodonta* auf die Brandungszone beschränkt, doch findet sie sich an der W-Seite von Banjole und Sv. Ivan na Pučini (mit Leuchtturm) bis in 4 bzw. 5 m Tiefe. *A. picardi* schließt meist unterhalb der *A. octodonta*-Zone an. Stellenweise (wie an der W-Seite von Sv. Andrija und Sv. Ivan na Pučini reicht sie bis 10 m, an der Banjole W-Seite und in der "offenen" Banjolehöhle¹⁾ bis 15 m Tiefe). Ein auffallend dichter Bestand überzieht die Wände der großen Höhle auf der W-Seite der Insel Katarina (Probenort 8).

1) Auf der W-Seite der Insel gibt es 3 submarine Höhlen. Eine davon ist eine seichte Brandungshöhle. Unterhalb dieser liegen in 15 m Tiefe 2 Karsthöhlen. Die nördliche davon ist eine Sackhöhle mit geringem Wasseraustausch, die dazu parallel laufende Höhle zeigt mehrere große Durchbrüche in der Decke, die einen starken Wasseraustausch durch die Gezeitenströmung ermöglichen.

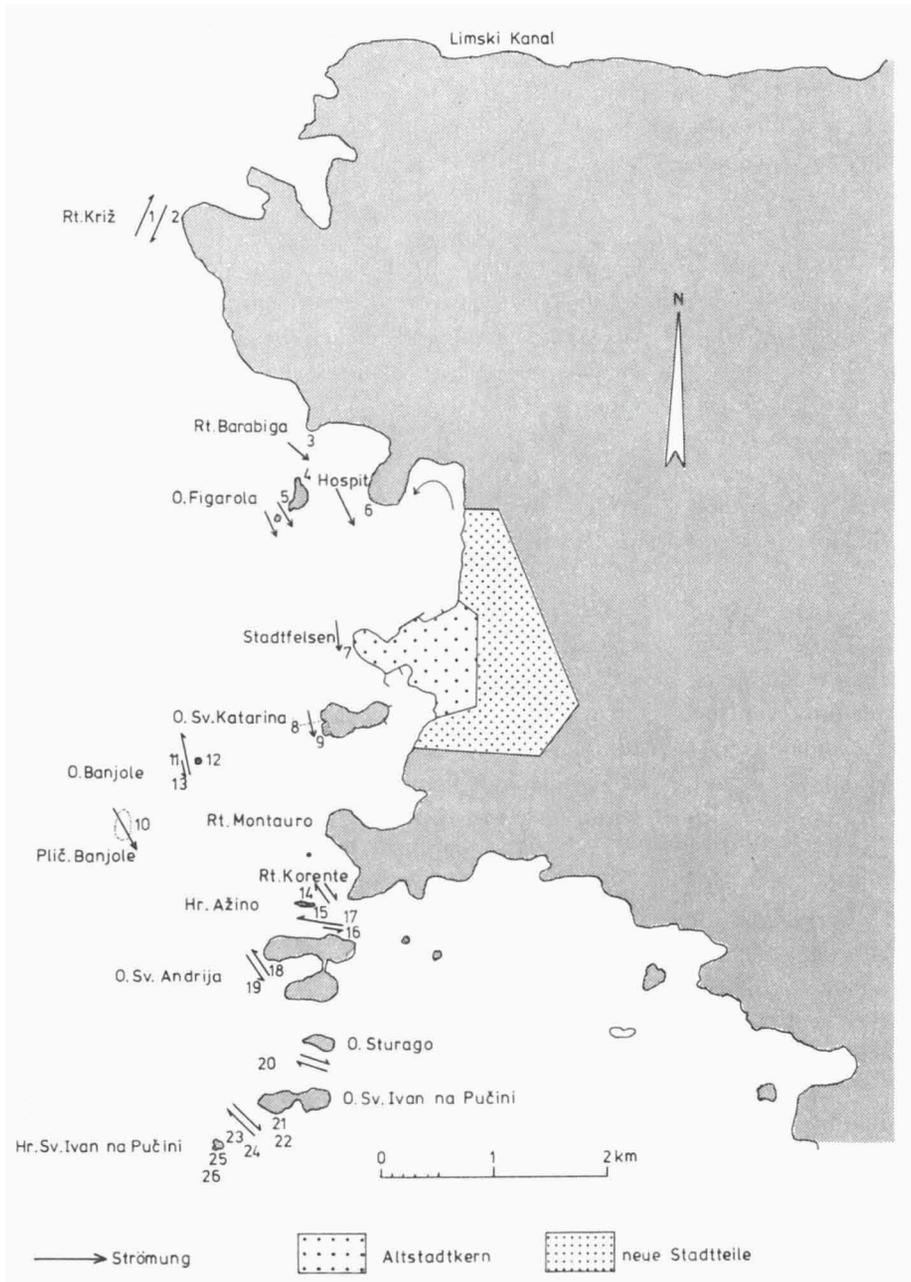


Abb. 2. Probenorte bei Rovinj.

A. elongata und *A. kirchenpaueri* sind auf die Inseln Banjole, Sv. Andrija und Hr. Sv. Ivan na Pučini beschränkt. *A. elongata* ist die einzige Art, die auf Sedimentböden in der Nähe der Inseln zwischen 30 m und 40 m Tiefe vorkommt, Zahlreiche Tauchabstiege bei den übrigen Inseln und die Untersuchungen an der Seccha (Plič) Banjole 1 km südwestlich der Banjole (Abb. 2) brachten keine weiteren Funde dieser Art. *A. kirchenpaueri* begleitet meist die *A. picardi*-Bestände, vermeidet allerdings die Höhlen und Blockfelder.

Allgemein zeigt sich ein Rückgang der Seichtwasserbestände von *A. tubiformis* in einem immer größer werdenden Kreis um Rovinj. Vorläufig scheinen die im gleichen Gebiet lebenden Arten *A. octodonta* und *A. picardi* weniger davon betroffen zu sein. Die Ursachen für dieses unterschiedliche Verhalten müssen in der Auswirkung der Pollution auf die edaphische Struktur gesucht werden (Kap. IVA 3c).

2. Korrelation der Reifezeiten mit der Temperatur

Der Beginn der Reifezeit zeigt sich bei fast allen Arten durch die Anlage von Corbulaknospen an Stelle der Kladien bei neu aufwachsenden Kormoiden. Nur bei *A. elongata* können Corbulae an alten Kaulusteilen statt abgeworfenen Kladien entstehen.

Während der Reifung der Gonophoren schließt sich die zunächst noch offene Corbula (auf einem Kormoid finden sich stets nur weibliche oder männliche Gonophoren, nach Müller-Calé & Krüger (1913) jedoch beide Geschlechter innerhalb eines Kormus. Bei der männlichen Corbula bleiben im Bereich der Nematophoren der Corbulacostae zahlreiche ovale Öffnungen erhalten, bei der weiblichen Corbula jedoch nur je eine verdeckte Öffnung an der Basis der Corbulacostae (Abb. 16). Da die weibliche Corbula die gleichen Stadien der Rippenverwachsung durchläuft wie die männliche, reicht die Morphologie des Corbulaperiderms allein nicht aus, die beiden Geschlechter in allen Entwicklungsstadien zu unterscheiden. Zur raschen Unterscheidung haben sich mit Sudan-III gefärbte Quetschpräparate der Gonophoren bewährt. Die im Dotter enthaltenen Öltröpfchen werden spezifisch angefärbt, oder es sind ungefärbte Spermienpakete erkennbar (Taf. 7).

Vorläufig ist noch unbekannt, ob die Corbula nur für eine oder mehrere Keimzellengenerationen verwendet wird. Nachdem bisher keine leeren Corbulae gefunden wurden, ist anzunehmen, daß die Corbula nach dem Schlüpfen der Planulae oder Spermien abgestoßen wird. Die Planulae schlüpfen nach Müller-Calé & Krüger (1913) nach dem Aufplatzen der Corbulae und bewegen sich kriechend fort. Das Schwimmen der Planulae von *A. tubiformis* wurde bisher nur bei Leloup (1933) beschrieben. Planulae von *A. octodonta* konnten unter Laborbedingungen zur Entwicklung gebracht

werden, während die Metamorphose von *A. harpago* offenbar nur auf geeigneten Substraten abläuft (Kap. IVA 3c). Bei *A. tubiformis* (Leloup, 1933) trägt die innerhalb einer Woche wachsende Sproßachse vor der Abzweigung des 1. Kladiums 1-3 kauline Hydrotheken, während vegetativ propagierte Kormoide niemals kauline Hydrotheken ausbilden.

Im Gegensatz zum Atlantik (Bretagne) finden sich im Mittelmeer sehr selten juvenile *Aglaophenia*-Kormoide. So ist es verständlich, daß Stechow (1919) juvenile Kormoide von *A. tubiformis* als eine eigene Art, nämlich *A. nanella*, beschrieb. Die geringe Aufwuchsrate der mediterranen Arten wird wahrscheinlich durch die lange Lebensdauer der Kormen und die hohe Substratstabilität ausgeglichen.

Nach eigenen Beobachtungen dürfte zumindestens bei *A. picardi* und *A. elongata* der Beginn der Reifeseason mit dem Anstieg der Wassertemperatur korreliert sein. Eine im April 1971 an der tyrrhenischen Küste innerhalb weniger Tage durchgeführte Aufsammlung ergab, daß beide Arten bei 14°C Wassertemperatur (Insel Elba und Livorno) noch keine Corbulae angelegt hatten, bei 15°C (La Spezia) zeigten sich die ersten Corbulae und bei 16°C (Portofino bei Genua) waren fast alle gefundenen Kormoide reif. Die Entwicklung der Corbulae dieser beiden Arten setzt übrigens auch in der Nordadria bei etwa 15°C ein (siehe unten). Die kurze Zeitspanne zwischen den einzelnen Sammelpunkten schließt den Einfluß der Tageslänge auf den Beginn der Reifezeit aus.

Bei den übrigen Arten ist der Einfluß der Tageslänge vorläufig noch ungewiß. Speziell bei Arten mit symbiontischen Algen (*A. tubiformis* und *A. harpago*) wäre eine lichtbedingte Periodizität möglich. Der quantitative und qualitative Lichtgenuß scheint aber zumindestens bei *A. tubiformis* die Reifezeit kaum zu beeinflussen, da diese Art in Rovinj (zum Zeitpunkt der Isothermie) im Februar zwischen 0,5-20 m Tiefe gleichzeitig reif wird. Auch *A. harpago* zeigt (in Elba) zwischen 3-40 m Tiefe keinen Unterschied im Beginn der Reifeperiode. Die experimentellen Untersuchungen von Werner (1958, 1963) über die Temperaturabhängigkeit der Reife von Hydroiden stützen die Ergebnisse der bisherigen Freilandbeobachtungen. Über den Einfluß von Lichtgenuß und Tageslänge ist bei Hydroiden bisher nichts bekannt geworden.

Die Anzahl der Corbulae pro Kormoid ändert sich im Laufe der Reifezeit. Die maximale Zahl an Kormoiden wird nicht immer in der Mitte der Reifeseason erreicht. So findet sich die höchste Corbulazahl bei *A. tubiformis* gleichzeitig mit der dichotomen Wuchsphase dieser Art eher am Anfang der Reifeperiode, bei *A. picardi*, *A. elongata* und *A. kirchenpaueri* aber gegen Ende derselben.

Innerhalb einer Art steigt die Anzahl der Corbulae mit der Größe des Kormoids. So entwickeln die nur 5-10 mm langen "Kümmerformen" von *A. tubiformis* und *A. octodonta* aus der Brandungszone selten mehr als eine Corbula, die 2-3 cm langen Exemplare aus der Schwingungszone (Kap. IVA 3a) dagegen bis zu 5 Corbulae pro Kormoid. Außerdem steigt mit zunehmender Tiefe auch die Zahl der Corbulacostae und somit die Länge der

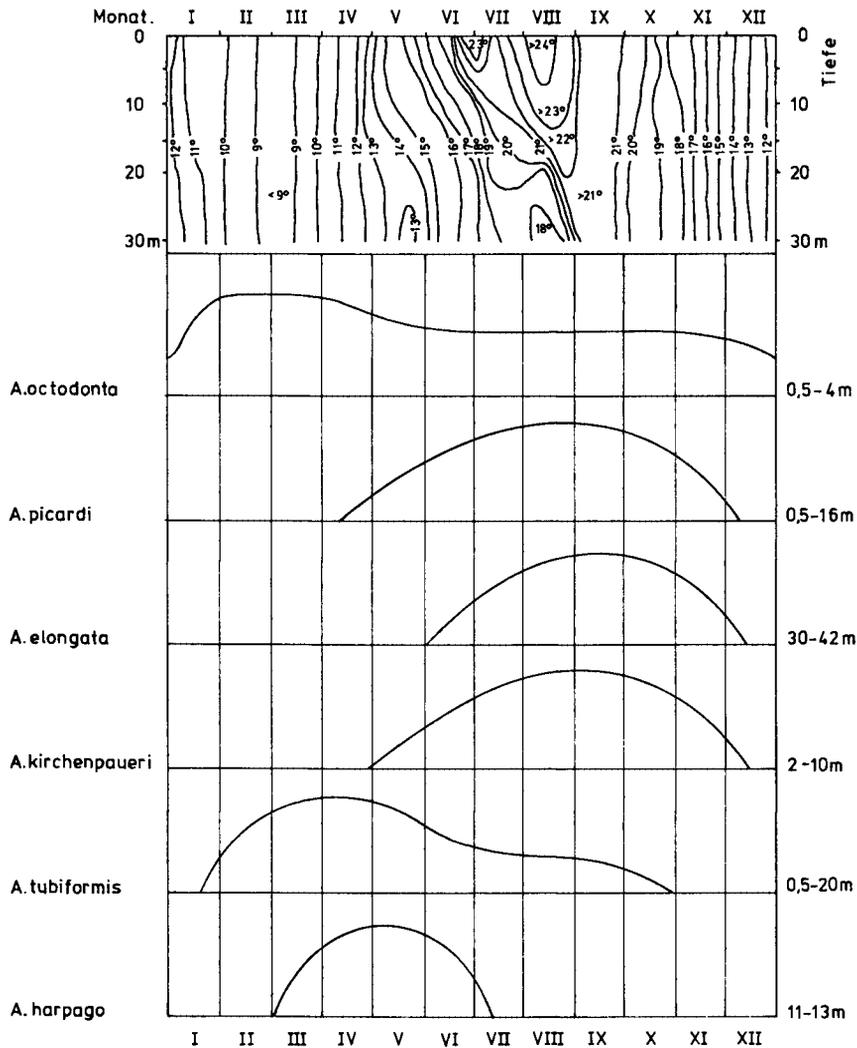


Abb. 3. Wassertemperatur und Reifezeiten der Arten Rovinjs. Isothermen nach Škrivanić (1969) umgezeichnet. Reifekurve schematisiert mit der Corbulaanzahl der Kormen ansteigend, mit Angabe der Verbreitungstiefe der Arten.

Corbula. Die 2-5 cm langen Kormoide von *A. picardi*, *A. kirchenpaueri* und *A. harpago* entwickeln ebenfalls bis zu 5 Corbulae. Bei den wesentlich längeren, verzweigten Kormoiden von *A. tubiformis* (dichotome Modifikation) und *A. elongata* finden sich bis zu 15 Corbulae.

Wie erwähnt werden *A. picardi*, *A. elongata* und *A. kirchenpaueri* in Abhängigkeit von der Wassertemperatur fertil. In Rovinj liegt der Wert für *A. picardi*, *A. kirchenpaueri* und *A. elongata* bei 15°C, was auch ungefähr mit den Verhältnissen des Tyrrhenischen Meeres übereinstimmt. Durch die unterschiedlichen Wintertemperaturen zwischen der Nordadria und dem Tyrrhenischen Meer kommt es allerdings zu zeitlichen Verschiebungen der Reifezeiten einzelner Arten. So wird durch die sommerliche Thermokline in Rovinj die Erwärmung des Wassers auf 15°C in 30 m Tiefe um einen Monat gegenüber der Oberfläche verzögert, während im Tyrrhenischen Meer das Wasser bei 15°C noch isotherm ist. Dadurch reift in der Adria *A. elongata* erst einen Monat später als *A. picardi*, im Tyrrhenischen Meer reifen beide jedoch gleichzeitig. Bei den 3 Arten geht die Reifezeit etwa gleichzeitig zu Ende, was auf die isotherme herbstliche Abkühlung zurückzuführen ist.

Die zooxanthellenhaltigen *A. tubiformis* und *A. harpago* weichen in der Reifezeit von den nicht symbiontischen Arten ab. So haben *A. tubiformis* und *A. harpago* ihre maximale Corbulazahl während der kühlen Jahreszeit. Bei *A. harpago* verschwinden die Corbulae mit dem Einsetzen höherer Wassertemperaturen, *A. tubiformis* trägt noch spät im Herbst einige wenige Corbulae.

A. octodonta unterscheidet sich von allen anderen Arten des Mittelmeeres dadurch, daß sie ganzjährig reif ist. Zwischen Dezember und Januar nimmt die Zahl der Corbulae stark ab, doch sind fast auf jedem Kormus welche zu finden. Die anderen Arten kommen außerhalb der angeführten Periode (Abb. 3) nur höchst selten zur Reife, so daß Unterschiede in der Reifezeit als artspezifisch zu betrachten sind.

Die Reifung von *A. tubiformis* und *A. octodonta* bei niedrigen Wassertemperaturen würde auch die Verbreitung dieser Arten bis zum Englischen Kanal erklären. Keine der im wärmeren Wasser reifenden Arten war so weit nördlich nachzuweisen.

3. Ökologie

a. Bewegungsexposition. — Die Wasserbewegungsexposition (im folgenden kurz Exposition genannt) ist für die Ökologie sedentärer Organismen von größter Bedeutung. Die Exposition beeinflußt viele organische und anorganische Faktoren der Lebensbedingungen von Sedentariern, wie

mechanische Beanspruchung durch Zug, Druck, Scheuern und gegenseitige Berührung, Verschüttung durch Sedimente, Substratstabilität, Atmung, Nahrungstransport, Befruchtung und Verbreitung der Arten. Wegen der unterschiedlichen Resistenz gegenüber diesen Einflüssen ist eine Zonierung der Arten in Abhängigkeit von Richtung, Stärke und Dauer der Exposition zu erwarten.

Die Richtung des Seegangs ist generell von der Windrichtung abhängig, die stärkste Wirkung tritt an den parallel zu den Wellenkämmen gelegenen Küstenabschnitten auf. Da die Refraktion der Wellen im steilen Felslitoral unbedeutend ist, nimmt die Brandungswirkung an den zur Wellenfront geneigten Küstenabschnitten stark ab (Riedl, 1964). An der Leeseite der Inseln und Kaps ist meist nur mehr eine niedere, durch Reflexion oder Beugung der Wellen entstandene Dünung feststellbar.

Wellenhöhe und Wellenlänge nehmen mit der Windgeschwindigkeit und der Streichstrecke ("fetch") zu (Dietrich & Kalle, 1965). Die größte Wirkung ist somit an den offenen Küstenabschnitten zu finden.

Nach Riedl (1964) kann man im Litoralbereich in Substratnähe 3 Arten der Wasserbewegung unterscheiden. Die unregelmäßige Pendelbewegung entsteht im Brandungsbereich der Felsküste durch das Auftreffen der Wellenkämme, dabei werden große Lufttaschen mitgerissen. Die Geschwindigkeit der Wasserteilchen nimmt hier meist nicht mit der Tiefe kontinuierlich ab, sondern richtet sich nach der lokalen Topographie des Ufers. An trichterförmigen Verengungen von Spalten und Höhlen treten Wassergeschwindigkeiten bis zu 7 m/sec auf. Die untere Grenze dieser Zone bildet die "1. kritische Tiefe", die etwa der 2,5 fachen Wellenhöhe entspricht. An sie schließt sich die Schwingungszone an. Ihre harmonischen Schwingungen, deren Amplituden gegen die Tiefe zu kontinuierlich abnehmen, entstehen durch die Deformation der Orbitalbewegung der Wasserteilchen in Bodennähe. In Substratnähe ist die Orbitalbewegung ellipsenförmig, beim Bodenkontakt entsteht eine Pendelschwingung, die senkrecht zu den Wellenkämmen verläuft. Die biologische Wirkung dieser Pendelbewegung ist mindestens bis zu einer Tiefe in der Größenordnung der halben Wellenlänge feststellbar.

An vielen Steilküsten wird jedoch diese Pendelströmung bereits in geringen Tiefen von den küstenparallelen Strömungen übertroffen. Die Tiefe, in der Pendelbewegung und Küstenstrom etwa gleich stark sind, wird nach Riedl (1964) "2. kritische Tiefe" genannt. Da diese beiden Strömungen senkrecht zueinander verlaufen, kommt es bei größeren, flächigen Sedentariern wie Gorgonien (Abel, 1959; Velimirov, 1973) in dieser Tiefe nicht zu einer einheitlichen Ausrichtung der Fächer. Oberhalb der 2. kritischen Tiefe stehen die Fächer senkrecht zur Pendelströmung, unterhalb aber nor-

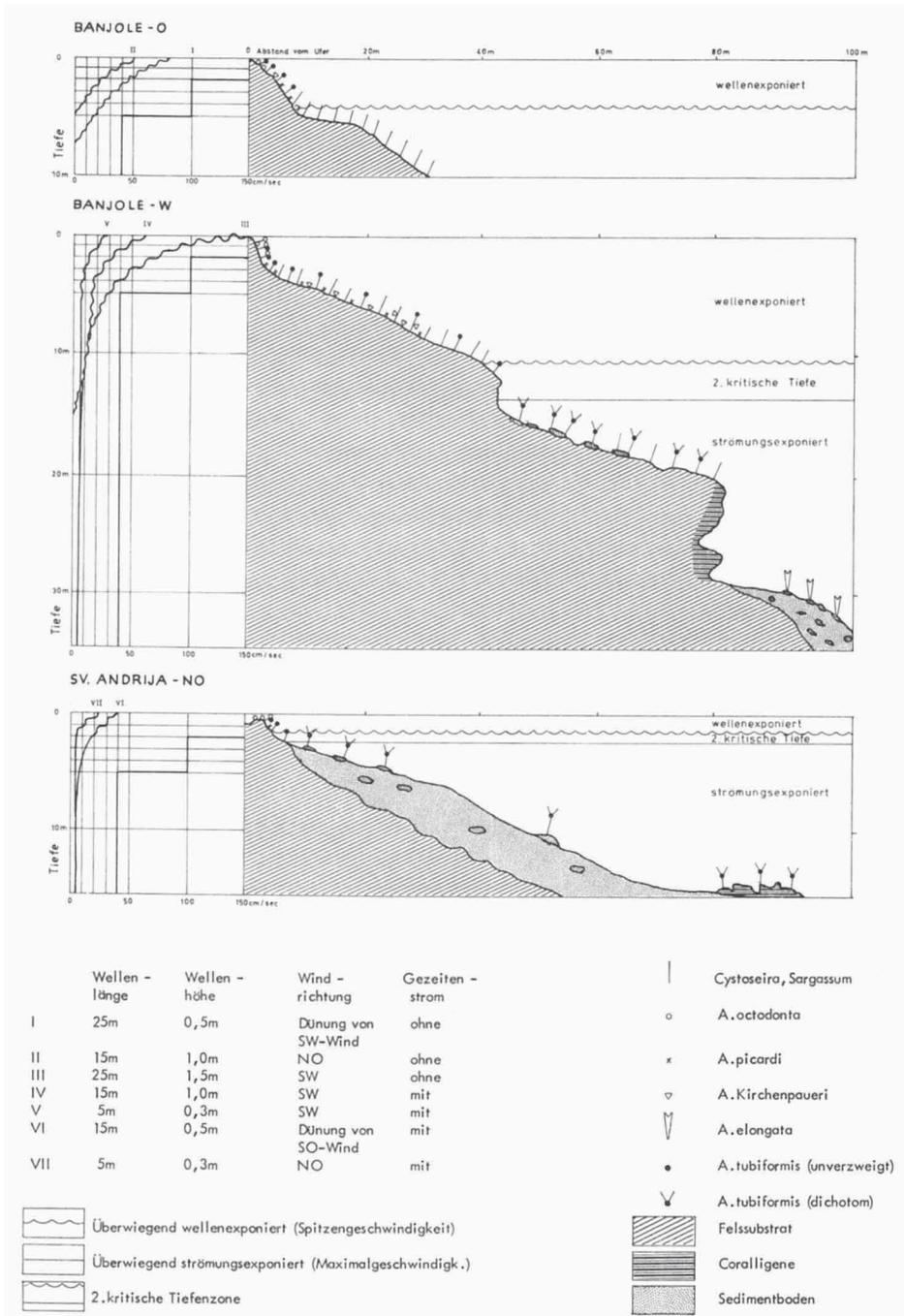


Abb. 4. Abhängigkeit der Artenverteilung von der Exposition und der Lage der 2. kritischen Tiefe an 3 Inselprofilen.

mal zur Küstenströmung. Die Wirkung dieser Einflüsse auf kleine, fächerförmige Sedentarien war bisher nicht bekannt.

Um zur Klärung dieses Problems beizutragen, wurden bei der Insel Banjole zwei Profile und an der Insel Sv. Andrija eines gelegt, in denen Exposition und *Aglaophenia*-Zonierung verglichen werden konnten (Abb. 4, 5).

Vatova (1928) publizierte meteorologische Daten für Rovinj, nach denen sich die Häufigkeit der Windrichtungen im langfristigen Durchschnitt (1920-1924) über die volle Kompaßrose verteilt. Zwar gibt es jahreszeitlich charakteristische Windrichtungen, wie die winterlichen O- bis NO-Winde und die sommerlichen W- bis SW-Winde, doch wechselt die Richtung innerhalb jedes Monats häufig genug, um im Mittel eine gleichmäßige Verteilung zu zeigen. Danach müßten die genauer untersuchten Inseln Banjole und Sv. Andrija an allen Küstenabschnitten gleich häufig exponiert sein (Abb. 5). Nach den Angaben von Vatova (1928) sind Winde aus den Haupt- und Nebenwindrichtungen wesentlich häufiger als aus den Zwischenwindrichtungen. Das ist meiner Ansicht nach aber auf Ablesefehler an dem Windrichtungsgemeßgerät zurückzuführen.

Der Verlauf der Wasserbewegungskurven von drei Inselprofilen erlaubt nun die Abschätzung der kritischen Tiefen bei durchschnittlichem Wind (Abb. 4). Die drei Gebiete unterscheiden sich voneinander durch verschiedene küstenparallele Strömungen und vor allem in der Streichstrecke des Windes (Abb. 5). An der W-Seite der Insel Banjole liegt die 1. kritische Tiefe bei durchschnittlichem W- oder S-Wind in 2 m Tiefe. Die küstenparallele Strömung ist im Bereich bis zu 11 m so schwach, daß sie recht häufig noch von der Schwingungsbewegung übertroffen wird. Zwischen 11-13 m halten sich Schwingung und Strömung die Waage (2. kritische Tiefe). Unterhalb von 13 m überwiegt selbst bei starkem Seegang die strömende Wasserbewegung.

An der NO-Seite der Banjole liegt die 1. kritische Tiefe wegen der kurzen Streichstrecke bei N- und O-Wind oberhalb von 1 m, auch die Dünung bei S- oder W-Wind erzeugt einen Effekt in der gleichen Größenordnung. Die fehlende Küstenströmung läßt hier keine 2. kritische Tiefe festlegen.

An der NO-Seite der Insel Sv. Andrija liegen die Verhältnisse, was die 1. kritische Tiefe betrifft, sehr ähnlich. Die kurze Streichstrecke verhindert die Entstehung höheren Seegangs bei N- und O-Wind, die Dünung bei S- und W-Wind wird durch die vorgelagerten Inseln Asino und Pirozi so stark abgeschwächt, daß die 1. kritische Tiefe nicht unter 0,5 m liegt. Die küstenparallele Strömung ist so stark, daß sie bereits ab 2-3 m die Schwingungsbewegung übertrifft. Durch diese lokalen Verhältnisse bedingt, liegt die 2. kritische Tiefe bei 3 m.

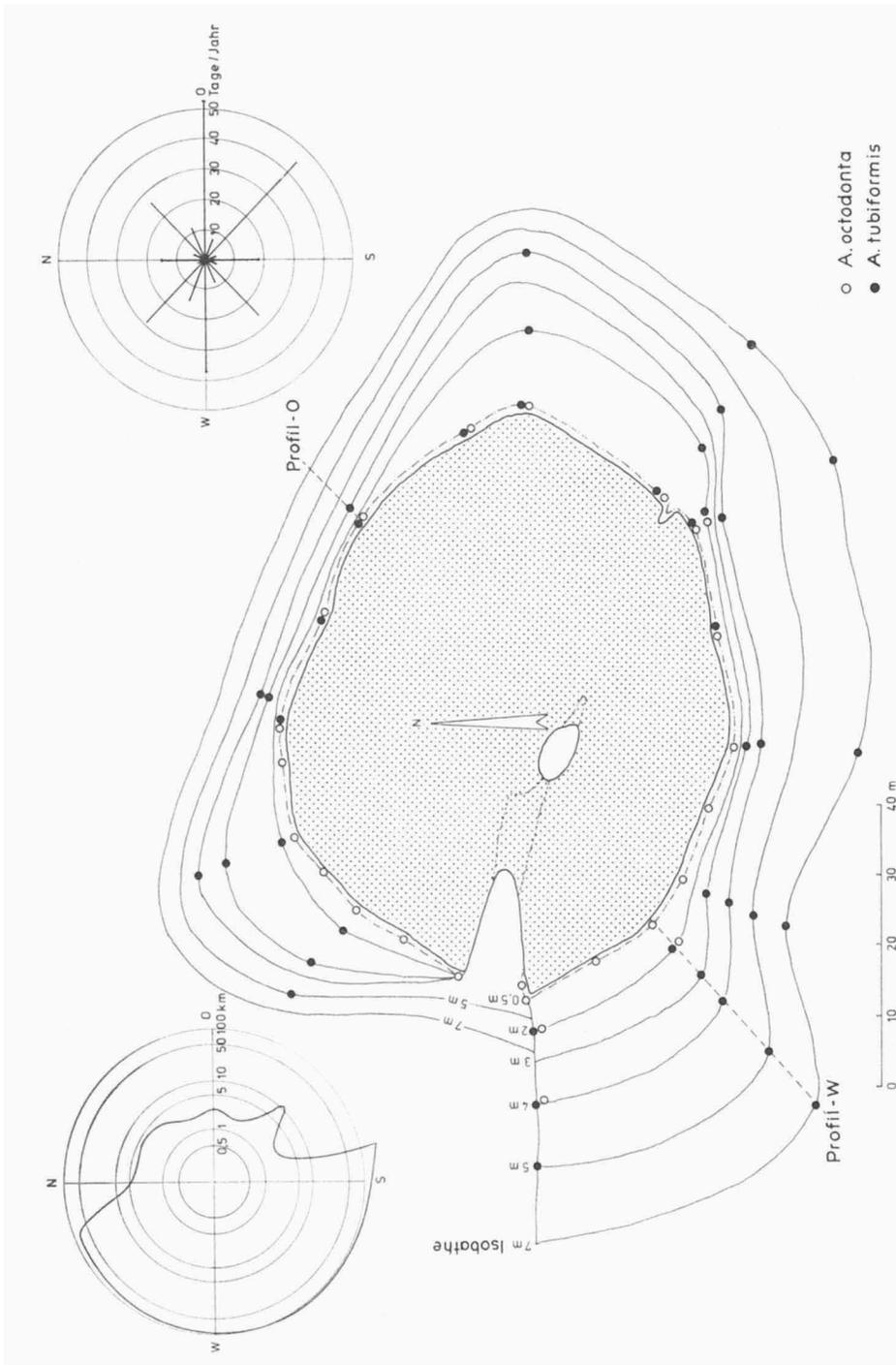


Abb. 5. Verbreitungstiefe von *Aglaophenia octodonta* und *A. tubiformis* um die Insel Banjole in Beziehung zur Streichstrecke des Windes (links oben) und der durchschnittlichen Windhäufigkeit. Windhäufigkeit berechnet nach Vatova (1928) (rechts oben).

Die Tiefenverteilung bei der Insel Banjole zeigt für auf *Cystoseira* siedelnde *A. octodonta* und *A. tubiformis* eine Korrelation zwischen Streichstrecke und Verbreitungstiefe (Abb. 5). Trotz unterschiedlicher bathymetrischer Verteilung der *Aglaophenia*-Bestände in den 3 Profilen (Abb. 4) treten die Arten stets in derselben Reihenfolge auf. Sie kommen übereinstimmend in denselben Expositionszonen vor.

A. octodonta ist an stark und häufig exponierten Stellen zwischen der Ebbelinie und der 1. kritischen Tiefe zu finden. An der unteren Grenze der Verbreitzone und an schwach exponierten Küstenstellen (z.B. Figarola NO-Seite und Sv. Andrija NO-Seite) siedelt sie ausschließlich auf großen Sargassaceen, in der Regel auf *Cystoseira barbata* und *Sargassum* sp. Das Besiedeln der Algenspitzen ("Akrophilie", nach Riedl, 1966) an mäßig exponierten Stellen, muß als rheophiles Verhalten gedeutet werden, da der Vergleich mit Hartbodenflächen ohne Sargassaceenbewuchs zeigt, daß dort nur die am stärksten und häufigsten exponierten Stellen besetzt sind. Schon in 10-20 m tiefen Küsteneinschnitten (die Brandungshöhlen der Inseln Katarina und Banjole liegen am Ende solcher) reicht der *A. octodonta* Aufwuchs nur wenige Meter um die Kante herum, da diese Mikrobuchten nur einen schmalen Öffnungswinkel nach W haben und so gegen N- und S-Winde abgeschirmt sind. Ebenso erklärt sich das Fehlen dieser Art in Höhlen und Blockfeldern aus der starken Abschirmung gegen häufige Exposition, dagegen findet man sie in der Nähe von Hafengebieten, in denen die Windexposition durch die von den Schiffen erzeugten Wellen ersetzt wird. Dies trifft für die S-Flanke des Stadtfelsens von Rovinj und die Innenseite des Lidos bei Albarone, Venedig zu.

A. tubiformis besiedelt die Zone zwischen der Ebbelinie und etwa der halben kritischen Tiefe, wenn Sargassaceenbestände vorhanden sind (Kap. IVA3c). An Küstenabschnitten mit beständiger Tiefenströmung finden sich Kormen über die 2. kritische Tiefe hinaus bis in 20 m. Wie ein Vergleich mit den klaren Küstenwässern des südlichen Mittelmeeres zeigt, hängt die untere Begrenzung des Vorkommens von den Lichtverhältnissen ab (Kap. IVA3b).

A. harpago, die auf den untersuchten Profilen fehlt, ist in Rovinj an die *Cymodocea nodosa*-Bestände gebunden, die unter der 2. kritischen Tiefe auf gut beströmten Sandböden wachsen. Im Quarnero und im Tyrrhenischen Meer findet sich *A. harpago* jedoch auch in 3-4 m Tiefe auf *Posidonia oceanica*. Dieses Seegrass ist in Istrien sehr selten und zeigt im Untersuchungsgebiet keinen *A. harpago*-Aufwuchs (Kap. IVA3c).

A. elongata bevorzugt in Rovinj die schwach, aber ständig beströmten, detritusfreien Geröllabhänge der Felssockeln der Inseln. Ihr Auftreten in schmalen, langgestreckten Populationen, die parallel zur Strömungsrichtung

angeordnet sind, läßt auf die Bevorzugung einer bestimmten Strömungsgeschwindigkeit (etwa 2-10 cm/sec) schließen (die an allen Standorten dieser Art die gleiche Korngrößenverteilung des Sediments bewirkt). Das Vorkommen von *A. elongata* auf Schellböden ist auf die istrische Küste beschränkt. Im Quarnero und im Tyrrhenischen Meer kann sie nur auf tiefen primären Hartböden und auf Coralligene gefunden werden. Daher ist verständlich, daß die älteren Funde dieser Art (Heller, 1868; Pieper, 1884; Marktanner-Turneretscher, 1890) alle von der istrischen Küste stammen, weil sie hier mit der Dredge gesammelt werden konnten.

Zwischen der 1. und 2. kritischen Tiefe findet man außer *A. tubiformis* noch *A. picardi* und *A. kirchenpaueri*. Beide Arten siedeln hier an schattigen Stellen des Hartbodens. Zwischen 5-8 m Tiefe kommen jedoch vereinzelt Kormen von *A. kirchenpaueri* auf den basalen Stammteilen großer Cystoseiren vor. Weil schattige Standorte fehlen, bleibt *A. kirchenpaueri* an der NO-Seite von Sv. Andrija aus.

Wenn Licht- und Substratverhältnisse übereinstimmen, sind die Besiedlungsverhältnisse an allen übrigen untersuchten Standorten in Rovinj und im Quarnero identisch (Kap. IVA3d).

Mit der durch die Tiefe gegebenen Expositionsänderungen korrelieren einige morphometrische Eigenschaften der *Aglaophenia*-Arten. Dabei kann mit zunehmender Tiefe eine Reihung der Arten vorgenommen werden, die aus mehreren Gesichtspunkten einer biometrischen Reihe entspricht (die hydrothekenmorphologisch unterschiedlich gebaute *A. kirchenpaueri* wurde nicht berücksichtigt): *A. octodonta* — *A. tubiformis*, *A. picardi* — *A. harpago*, dichotome *A. tubiformis* — *A. elongata*.

Mit zunehmender Wassertiefe und damit abnehmender Exposition, von einer Art zur jeweils nächsten, bilden sich die Hydrotheken schmaler und länger aus. Bei *A. tubiformis* trifft das sogar innerhalb der Art zu (Kap. IVB2). Außerdem wächst mit zunehmender Tiefe die Kauluslänge und die Tendenz zur Verzweigung der Kormoide.

A. octodonta und gelegentlich *A. tubiformis* bilden auf *Cytoseira barbata* an der Ebbelinie Miniaturformen mit einer Kauluslänge von nur 4-6 mm aus. Marktanner-Turneretscher (1890) betrachtete diese Formen als Varietät. Die Exemplare sind voll ausgewachsen, wie das Vorhandensein reifer Corbulae und das Fehlen von Hydranthenknospen zeigt. Die geringe Größe ist auf die Einwirkung mechanischer Kräfte durch ständiges Reiben der Algen zurückzuführen. Im Inneren der Algenbestände, wo steifere Äste vor einer ständigen Berührung schützten und die Wasserbewegung stark herabgesetzt ist (Ott, 1967), werden die Kormoide von *A. tubiformis* und *A. octodonta* 10-12 mm groß. In 4-7 m Tiefe auf der Insel Banjole weisen die Kormoide

von *A. tubiformis* bereits eine Länge von 15-18 mm auf. Unterhalb der 2. kritischen Tiefe steigt die Kauluslänge auf 40-50 mm (Abb. 12a, h2-h7).

Auch die Verzweigung von *Aglaophenia*-Kormoiden ist expositionsabhängig. So ist in der Nordadria und im Tyrrhenischen Meer *A. tubiformis* aus dem seichten, exponierten Phytalbestand stets unverzweigt. Die 40-50 mm langen Kormoide, die unterhalb der 2. kritischen Tiefe zu finden sind, verzweigen sich im Frühjahr dichotom und können bei mehrfacher Gabelung bis zu 150 mm lang werden. Die Verzweigung tritt in der Nordadria zwischen Februar und Mai, im Tyrrhenischen Meer ab April auf. Die dichotome Modifikation wurde von einigen Autoren (Bedot, 1919; Stechow, 1924; Broch, 1933) als selbständige Art behandelt (Kap. IVC2). Sehr selten sieht man dichotom verzweigte Exemplare oberhalb der 2. kritischen Tiefe. Das einzige Exemplar wurde nach einer langen windstillen Periode auf der Insel Banjole gefunden und zeigte nur eine einfache Gabelung der Kauli. Alle mehrfach dichotom verzweigten Kormoide wuchsen unterhalb der 2. kritischen Tiefe, bei Banjole auf der W-Seite unter 11-13 m, bei der Insel Sv. Andrija dagegen schon ab 3 m Tiefe.

Die Bildung der dichotomen Verzweigungen bei *A. tubiformis* hängt außer von der Wasserbewegungsexposition noch von weiteren Faktoren ab. Im April 1971 fanden sich in Elba und Livorno bei 14°C Wassertemperatur, in La Spezia bei 15°C lange, unverzweigte, in Portofino bei 16°C dagegen fast ausschließlich dichotom verzweigte Exemplare. In Rovinj und der übrigen Nordadria gabeln sich die Kormoide bereits ab Februar, zur Zeit der tiefsten Wassertemperatur (Abb. 3). Es darf angenommen werden, daß der Beginn der dichotomen Verzweigung nicht von einer bestimmten Temperatur, sondern vom Gradienten des Temperaturanstieges abhängt.

In der Nordadria und im Ligurischen Meer verschwinden die dichotomen Kormoide gegen Ende Mai/Anfang Juni und werden durch neu hinzuwachsende, unverzweigte Exemplare ersetzt. In der Straße von Messina, wo die Sommertemperaturen des seichten Küstenwassers durch kühles Tiefenwasser niedriger als in anderen Teilen des Mittelmeeres sind, kann man auch im Sommer noch dichotome *A. tubiformis* finden. So gibt es bei Scilla (Reggio Calabria) noch Anfang Juli bei 17-18°C Wassertemperatur in 5 m Tiefe noch dichotome Kormoide, die Mitte Juli durch unverzweigte Exemplare ersetzt werden. In der *Laminaria*-Zone von Ganzirri (Messina, etwa die Stelle, von der die dichotomen Kormoide von Sars, 1857, herkommen) kommt die dichotome Modifikation in 35 m Tiefe sogar noch Anfang Oktober vor, wobei allerdings die Temperatur hier nicht über 17°C steigt.

Im Gegensatz zu *A. tubiformis* sind die Kormoide von *A. elongata* ganzjährig anisodichotom verzweigt. Diese Art kommt, wie auch die tyrrhenische

und ligurische anisodichotom verzweigte *A. acacia*, ausschließlich unterhalb der 2. kritischen Tiefe in relativ ruhig strömendem Wasser vor. Es ist anzunehmen, daß die 2. kritische Tiefe die obere Grenze für die verzweigten Arten darstellt, weil der dünne monosiphone Kaulus, der nachträglich durch Dickenwachstum nicht verstärkt werden kann, den durch die große Fläche erhöhten Zug- und Biegebelastungen bei Seegang nicht gewachsen ist. Die große, stark verzweigte indopazifische Seichtwasserart *A. cupressina* ist stark polysiphon und erreicht dadurch die Zug- und Biegefestigkeit mediterraner Gorgonien.

Nach bisherigen Untersuchungen (Riedl, 1964; Theodore & Denizot, 1965; Wainwright & Dillon, 1969; Svoboda, 1970, 1976 und Velimirov, 1973) orientieren sich flächige Sedentier bevorzugt senkrecht zur Richtung der Wasserbewegung. Die Umorientierung von *Gorgonia flabellum* in situ bei geänderter Wasserbewegungsrichtung beschrieben Wainwright & Dillon, 1969.

Auf natürlichem Hartbodensubstrat sind die Kormoide der unverzweigten Aglaophenien parallel zueinander und senkrecht zur Strömung angeordnet, dabei in kleinräumigen Substratbereichen mit gleichsinniger Frontal-Versalorientierung (Taf. 1a). Die fleckenhafte Verteilung parallel orientierter Kormoide läßt sich auf verschiedenen gerichteten, substratnahen Strömungsverlauf zurückführen, der im Labor genauer untersucht wurde (Svoboda, 1976). Eine einheitliche Frontal-Versalorientierung tritt stets dort auf, wo die Strömung, bis auf kurzfristige Ausnahmen, richtungskonstant verläuft. Solche Stellen sind auch in der Schwingungszone zu finden, weil sich im Strömungsschatten Wirbel ausbilden, die der Strömungshaupttrichtung entgegenlaufen (Svoboda, 1970, Abb. 6; 1976, Abb. 3, 4).

A. tubiformis, die regelmäßig auf langen, biegsamen Sargassaceen siedelt, wird in der Schwingungszone ebenfalls stets richtungskonstant beströmt. Die Algen pendeln mit der Wasserbewegung mit, bis sie völlig gestreckt sind. Bei großer Schwingungsamplitude strömt das Wasser von der Basis der Alge her an ihr entlang. Die Kormoide orientieren sich daher mit der Versalseite gegen die Algenbasis (Taf. 3a).

Dieselbe Strömungssituation gilt für *A. harpago*, die auf *Cymodocea*- oder *Posidonia*-Blättern siedelt. Ihre Kormoide sind versal gegen das Rhizom orientiert (Taf. 1b). Zusätzlich hat *A. harpago* ein Gelenk entwickelt (Abb. 13i), welches ihr auch bei niedrigen, das Seegras nicht bewegenden Strömungsgeschwindigkeiten durch Drehung des Kormoids eine Versalorientierung ermöglicht. Diese gelenkige Verbindung entsteht dadurch, daß die Segmentgrenzen des Prosegments sehr tief eingeschnitten sind und erlaubt eine Drehung des Kormoide bis zu 180° nach beiden Richtungen.

Eine weitere Folge der pendelnden Wasserbewegung ist das flache Profil der *Aglaophenia*-Kormoide. Da die Kladien vom Kaulus frontal abzweigen, wäre zu erwarten, daß die Zoidflächen einen Winkel von 90° - 120° einschließ, was auch tatsächlich bei der pazifischen Art *A. struthionides* der Fall ist. Bei den mediterranen Arten wird aber dieser Winkel durch eine versade Krümmung der Kladien kompensiert. Die Arten, die im seichten Wasser der Pendelströmung ausgesetzt sind, zeigten auffallend ebene Fächer, ausgenommen die kaulusnächsten 2-3 Zoide jedes Kladiums.

Alle Arten, die einseitig beströmt werden, z.B. *A. tubiformis* und *A. harpago*, weisen eine stärkere versade Krümmung der Kladien und des Kaulus auf. Das gilt auch für *A. elongata* und *A. acacia* (Taf. 2; Abb. 12b:c,d). Die terminalen Wuchsknospen des Kaulus und der Kladien wachsen senkrecht zur Strömung. Sind sie einer pendelnden Wasserbewegung ausgesetzt, wird die Frontalverzweigung der Kladien so weit kompensiert, daß sie in einer Ebene senkrecht zur Strömungsrichtung stehen. Bei einseitiger Beströmung biegen sich jedoch Kladium und Kaulus elastisch nach derselben Seite und zwingen so die Knospenspitze, sich erneut senkrecht zu orientieren. Im unbeströmten Zustand sehen daher die Kladien und Kauli der Kormoide "überkompensiert" gekrümmt aus (Taf. 1b; Abb. 17).

Bei den großen ramifizierten Arten *A. elongata* und *A. acacia* biegt sich bei Strömungseinwirkung nach wenigen cm Länge der feste, elastische Kaulus und die Rami wachsen schirmförmig, mit der Versalseite gegen die Basis des Kormoids orientiert (Taf. 2). Die Zoidflächen sind bei diesen großen monosiphonen Arten nicht mehr parallel zueinander, sondern radiär um den Stamm angeordnet. Die einzige *Aglaophenia*-Verwandte, mediterrane Art, die Riesenwuchs (bis 600 mm Länge) und annähernd parallele Zoidebenen vereinigt, ist die sehr biegesteife polysiphone *Thecocarpus myriophyllum* (L.) (Taf. 4a).

Bei dichotomen Exemplaren von *A. tubiformis* ist die Abweichung der Zoidebenen von der senkrechten Orientierung zur Strömung durch versade Krümmung nicht vollständig kompensiert. Die langgestreckten Kauli biegen sich ebenfalls in der Strömung, die Rami weisen dabei mit ihrer Versalseite gegen die Basis des Kormoids. Da aber die starke versade Krümmung der Rami fehlt, kommt es nicht zu einer Vergrößerung der Filterfläche, wie sie *A. elongata* und *A. acacia* aufweisen. Lange, mehrfach verzweigte *A. tubiformis* Kormoide bieten der Strömung einen relativ kleinen Querschnitt und sind wegen des kleinen Strömungswiderstandes eher imstande stärker beströmte Zonen zu besiedeln, als die großflächigen Tiefenarten (Taf. 4c).

b) Lichtexposition. — Die meisten Lichtmessungen im marinen Bereich

galten dem Zusammenhang von Licht und photosynthetischer Produktion. Unter diesem Gesichtspunkt muß auch die Wirkung des Lichtes auf die Hydrozoen verstanden werden, einerseits in seinem Einfluß auf die als Substrat- und Raumkonkurrenten auftretenden Algen, andererseits über die als Symbiosepartner fungierenden Zooxanthellen.

Von einigen Sedentariern ist die Bevorzugung bestimmter Lichtzonen bekannt, ohne daß die physiologische Bedeutung geklärt werden konnte. So stellen sich Anthozoen nach Abel (1959) unabhängig von der Bewegungsexposition in Zonen bestimmter Lichtexposition ein, die Gorgonie *Eunicella cavolini* (Koch) und die Bryozoe *Bugula* (Schneider, 1959) richten sich in der Wuchsform und Wuchsrichtung nach dem Licht. Auch bei *Eudendrium racemosum* Cavolini konnte dieses Verhalten von Rossi (1964) experimentell bewiesen werden.

Die im Meer zur Verfügung stehende Lichtmenge hängt nach Jerlov (1951) vom Oberflächenlichtanteil, dem Einfallswinkel und der Extinktion des Wassers ab. In Bodennähe ist überdies noch die Neigung und Reflexion des Substrats von entscheidendem Einfluß auf Lichtqualität und -quantität (Riedl, 1966). Mit zunehmender Trübung des Wassers verschiebt sich das Durchlässigkeitsmaximum von 470 nm in reinem Ozeanwasser auf 570 nm in trüben Küstengewässern, zusätzlich steigt der Extinktionskoeffizient im gesamten Spektralbereich um eine Größenordnung.

Für Rovinj liegen Untersuchungen von Seybold (1934), Škrivanić (1969), Jerlov (1958) sowie Ott & Svoboda (1970) vor (Abb. 6). Nach Haxo & Blinks (1950) und Emerson (1957) sind die Lichtabsorptionsspektren von Grün-, Braun- und Rotalgen mit ihren Aktionsspektren identisch. Zur Photosyntheseleistung ist nur Chlorophyll a befähigt, doch gibt es in den Algen eine Reihe von akzessorischen Pigmenten, die absorbierte Lichtenergie auf das Chlorophyll übertragen können. Dazu zählen einige Karotinoide und die Pyrrolfarbstoffe Phycoerythrin und Phycocyanin, die in den Thylakoiden der Chloroplasten lokalisiert sind.

Die hauptsächlich Chlorophyll enthaltenden Grünalgen absorbieren an den Enden des sichtbaren Spektrums (rot und blau), Rot- und Braunalgen dagegen auch im mittleren Spektralbereich (grün). Sie nützen hier nicht nur das Durchlässigkeitsmaximum des Meerwassers besser aus, sondern produzieren in diesem Spektralbereich effektiver O₂ als bei kürzerer oder längerer Wellenlänge. Alle in größerer Tiefe vorkommenden Algen zeigen eine Chromatophorenadaptation, so auch die zu den Dinoflagellaten gehörenden Zooxanthellen der Art *Gymnodinium microadriaticum* (Freudenthal).

G. microadriaticum enthält ein wirtsspezifisch wechselndes Verhältnis von Chlorophyll a und c, zusätzlich noch β -Karotin, Peridinin, Neoperidinin,

Dinoxanthin und Diadinoxanthin (Jeffrey & Haxo, 1968). Die gegenüber Chlorophyll ins Blaugrün verschobene Absorption der lebenden Zooxanthelle (Abb. 7) stammt hauptsächlich vom all-trans Peridinin, dessen Absorptionsmaximum bei etwa 475 nm liegt. Bei 440 nm ist die Photosyntheseleistung der Zooxanthellen, im Bereich des 2. Absorptionsmaximums von Chlorophyll a

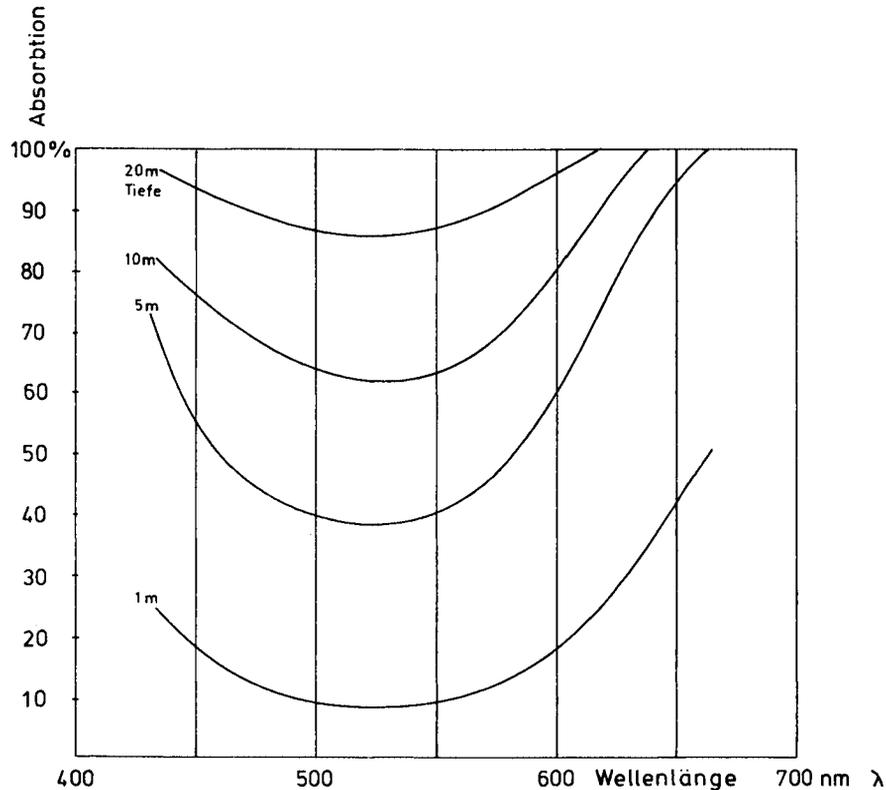


Abb. 6. Spektrale Lichtverteilung bei der Insel Banjole. Relative Lichtabsorption in verschiedenen Wassertiefen, gerechnet nach Seybold (1934). Oberflächintensität = 100%.

und der akzessorischen Pigmente, am höchsten. Das Absorptionsspektrum der symbiontischen Alge entsprache etwa dem Aktionsspektrum (Halldal, 1968).

Zwei mediterrane *Aglaophenia*-Arten sind mit Zooxanthellen vergesellschaftet, *A. tubiformis* und *A. harpago* (Kap. IVC2). Beide sind an spezifische pflanzliche Substrate gebunden, *A. tubiformis* an Sargassaceen, *A. harpago* an Potamogetonaceen (Kap. IVA3c). Die Verbreitung dieser Pflanzen ist auf die Starklichtzone beschränkt (Ercegović, 1957; Riedl, 1966), die

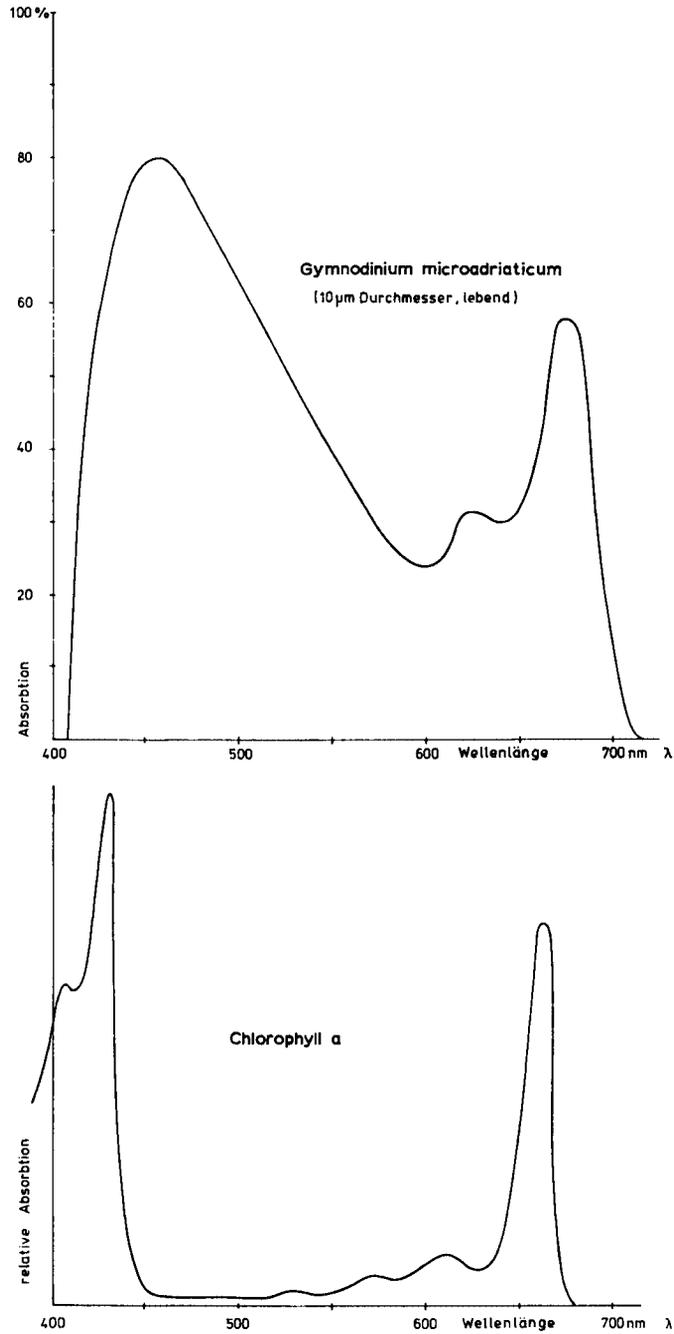


Abb. 7. Lichtabsorption einer lebenden Zooxanthelle (oben), verglichen mit Chlorophyll a (unten). Abstand der Meßpunkte der Absorption von *Gymnodinium microadriaticum* ca. 10 nm, Mittelwert aus 5 Meßserien. Relative spektrale Absorption von Chlorophyll a (in Äther) nach Zscheille & Comar, aus Strasburger (1958), umgezeichnet.

auch den Lichtansprüchen der Zooxanthelle *Gymnodinium microadriaticum* genügt. Im extrem transparenten Wasser der griechischen und ligurischen Inseln sind beide *Aglaophenia*-Arten mit ihren Substratpflanzen bis 40 m Tiefe verbreitet, in den trübstoffreicheren Küstengewässern von Rovinj ist die untere Grenze des Vorkommens für *A. tubiformis* 20 m, für *A. harpago* 12 m Tiefe. Dieser Unterschied zwischen den beiden Arten ist dadurch bedingt, daß *Cystoseira* und *Sargassum* auf Hartboden, *Cymodocea* jedoch auf sandig-schlammigen Weichböden vorkommt, über denen das Wasser regelmäßig so trübe ist, daß die untere Lichtgrenze schon in geringerer Tiefe erreicht wird.

Die Bedeutung der Zooxanthellen für ihren Wirt ist nach neueren Untersuchungen größer als bisher angenommen wurde. Während die ersten quantitativen Befunde nur auf die Funktion der Zooxanthellen für den Gasaustausch und die Kalzifikation bei hermatypischen Korallen hinwiesen (Goreau, 1959) und auf die Beseitigung von N- und P-haltigen Stoffwechselprodukten (Yonge & Nicholls, 1931), konnte durch neuere Experimente bewiesen werden, daß sie ihren Wirt mit beträchtlichen Mengen von Glycerin (Muscatine, 1967) und Glukose und Alanin (Lewis & Smith, 1971) versorgen. Sie besitzen somit auch eine wichtige Ernährungsfunktion, wie kürzlich (Svoboda, 1975, unveröffentlichte Untersuchungen) festgestellt werden konnte. Die zooxanthellenhaltige *A. tubiformis* veratmet bei 24°C im Freiland (in situ) 5,5-7 mg O₂/g Trockengewicht und Stunde. Im 24 h Durchschnitt produziert sie 130-190 mg O₂/g Trockengewicht, also etwa soviel, wie sie innerhalb der gleichen Zeit verbraucht. Die zooxanthellenfreien Arten *A. pluma* und *A. octodonta* veratmen dagegen wesentlich weniger — nur 1,3-2,8 mg O₂/g Trockengewicht und Stunde. Vom Standpunkt der Energieversorgung kann daher *A. tubiformis*, wahrscheinlich auch *A. harpago*, ebenso wie viele Korallenriffcnidaria (Mergner & Svoboda, 1977; Svoboda, 1978) zu den autotrophen Tieren gerechnet werden. Ein Lichtunterschied von 1:4 an verschiedenen tiefen Standorten (Tageslichtsummen von 160 und 37 mWh/cm²) übte dabei keinen merklichen Einfluß auf die O₂ Produktionsleistung aus. Wahrscheinlich wird innerhalb gewisser Grenzen der Zooxanthellengehalt einiger Cnidarier umgekehrt proportional zum Lichtgenuß geregelt (Drew, 1972).

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *A. tubiformis* und *A. harpago* (Tab. 4). Im seichten Wasser enthält das Entoderm der Kladiensproßachse von *A. tubiformis* ca. 1.10⁶ Zooxanthellen/cm², der Gastralraum des Polypen etwa, 1,2.10⁶ Zooxanthellen/cm². Mit zunehmender Tiefe steigern sich diese Werte auf 1,5 bzw. 2.10⁶ Zooxanthellen/cm². Diese Sommerwerte (August/September) werden noch von den Frühjahrswerten mit bis zu 2,4.10⁶ Zooxanthel-

len/cm² bei den dichotomen Exemplaren dieser Art übertroffen. Die rasche Wachstumsphase im Frühjahr, lange vor dem höchsten Sonnenstand, führt zu einer Steigerung der Zooxanthellendichte. Es konnte nur ein einziger Kormus von *A. tubiformis* gefunden werden, in dem die Zooxanthellen drastisch reduziert waren. Er stammte von der Insel Tinetto bei La Spezia aus 17 m Tiefe und enthielt nur 2-2,5.10⁵ Zooxanthellen/cm². Vorläufig muß ungeklärt bleiben, ob die durch die lokale Müllverklappung verursachte periodische Trübung zum periodischen oder permanenten Verlust von

TABELLE 4

Zooxanthellendichte bei *A. tubiformis* und *A. harpago* in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit. Ausgewertete Fläche des Entoderms: 0,01 mm² (100 × 100 µm); die Anzahl der Zooxanthellen/cm² ergibt sich aus $\frac{\text{Anzahl Zoox.}}{2} \times 10^5$, da die angegebenen Werte sich auf optische Transsekte beziehen, die durch je 2 Entodermsschichten gehen.

Spezies	Sammlungsort	Tiefe (m)	Zoox. Kladensegment	Zoox. Hydranth	Sammlungszeit	
					Frühling	Sommer
<i>A. tubiformis</i>	Rovinj - Banjole	0,5	20	24		X
	Rovinj - Banjole	1,5	20	24		X
	Rovinj - Banjole	3,0	25	29		X
	Rovinj - Banjole	4,0	28	32		X
	Rovinj - Banjole	7,0	27	33		X
	Rovinj - Banjole	11,0	30	31		X
	Rovinj - Banjole	16,0	32	32		X
	Rovinj - Banjole	16,0	40	47	X	
	Rovinj - Banjole	20,0	38	38		X
	La Spezia - Tinetto	17,0	4,5	5	X	
<i>A. harpago</i>	Rovinj - Rt. Križ	10,0	19	22		X
	Rovinj - Figarola	14,0	25	14		X
	Elba - Enfola	10,0	29	21	X	
	Elba - Enfola	30,0	36	27	X	

Zooxanthellen führt und ob der geringe Zooxanthellengehalt durch günstige trophische Verhältnisse dieser Standorte kompensiert wird. Experimentell wurden solche "Bleichungen" durch Abdunkelung schon 1930 von Yonge & Nicholls durchgeführt. Nach Taylor (pers. Mitt.) sind bei der Anemone *Aiptasia* sp. nach einjähriger Dunkelhaltung noch immer einige intakte Zooxanthellen nachzuweisen. Diese ernähren sich heterotroph von ihrem Wirt.

Die Messung des Zooxanthellengehalts von *A. harpago* aus Elba ergab ähnliche Werte. Die Kladiensproßachse eines Exemplares aus 10 m Tiefe enthält etwa $1,4 \cdot 10^6$ Zooxanthellen/cm², die aus 30 m Tiefe $1,8 \cdot 10^6$ Zooxanthellen/cm², der Gastralraum $1,0$ bzw. $1,3 \cdot 10^6$ Zooxanthellen/cm². Aus Rovinj liegen nur Proben aus 10-12 m Tiefe vor. Im Vergleich zu *A. tubiformis* finden sich im Gastralentoderm des Polypen meist weniger Zooxanthellen als in der Sproßachse, überdies zeigen die Zooxanthellen von *A. harpago* häufig Degenerationserscheinungen wie Einlagerung von Ca-Oxalat (Taf. 9b4).

Im Gegensatz zu *A. tubiformis* und *A. harpago* haben die übrigen mediterran-lusitanischen *Aglaoiphonia*-Arten keine Zooxanthellen und sind nicht an spezifische Algensubstrate gebunden. So besiedelt *A. octodonta* sowohl extrem seichte, sonnige Cystoseirenbestände als auch Rotalgen, Schwämme und Balaniden in dunkeln Höhlenteilen, wenn die Bewegungsexposition ausreicht. Im Gegensatz dazu nahm Riedl (1966) an, daß *A. octodonta* wegen ihrer Zooxanthellen die tieferen Höhlenteile meidet. Diese Annahme geht auf Müller-Calé & Krüger (1913a, b) zurück, die *A. harpago* irrtümlich als *A. helleri* (= *A. octodonta*) determinierten (Kap. IVC2).

A. picardi und *A. kirchenpaueri* wachsen dagegen ausschließlich in schattigen Biotopen. Das liegt nicht an der Expositionsminderung, die häufig mit der Beschattung korreliert ist, wie das Ausbleiben im schwächer exponierten, aber sonnigen Litoral zeigt. Eine direkte zellschädigende Wirkung kurzwelligen UV-Lichtes (unter 300 nm) läßt sich ausschließen (Gerloff et al., 1950), da Meerwasser diesen Spektralanteil völlig absorbiert und die Kormoide auch bei Ebbe stets wasserbedeckt sind. Beide Arten kommen nur dann im sonnigen Litoral vor, wenn sie unter Hochstrauchalgen (Ernst, 1959) oder in Kleinhöhlen Lichtschutz finden. Dabei siedelt *A. kirchenpaueri* sogar auf den basalen Stammteilen perennierender Cystoseiren (Insel Banjole). *A. picardi* und *A. kirchenpaueri* entwickeln sich auch auf den Rhizomen von *Posidonia oceanica* (Rovinj und Seccha di Meloria, Livorno). Dieses Verhalten läßt sich als Schutz gegen das Überwachsen mit epibiontischen Algen erklären. Der periodisch auftretende Epibiontenbewuchs überzieht etwas heller stehende Kormoide von *Eudendrium ramosum* (L.) so dicht, daß sie zwischen Mai und Oktober (in Rovinj) ein Ruhestadium einlegen, während dunkel stehenden

de Kormoide ganzjährig aktiv sind. Auch die während der Wintermonate aus den Höhlen expandierenden Kormoide von *A. picardi* gehen im Sommer nach massivem Algenbefall zu Grunde, wobei aber die Stolonen überleben.

Für die Arten *A. elongata*, *A. acacia*, *A. lophocarpa* und *A. tubulifera* scheint die tiefenbedingte Extinktion des Lichtes ebenso wichtig zu sein wie die gleichmäßige, schwache Strömung. Wie ein Fund von *A. elongata* (Insel Prvić, 6.1971) aus 10 m Tiefe zeigt, schadet auch dieser Art der Epibiontenbewuchs, da die überwachsenen Kaulusteile abgestorben waren. Die Kormoide, die stark mit *Fosliella farinosa* überwachsen waren, trugen im Gegensatz zu den gleichzeitig in größerer Tiefe gefundenen epibiontenfreien Kormoiden nur sehr wenige Kladien mit intakten Polypen. Der Kaulus von fast allen großwüchsigen, tief lebenden Arten ist schwer regenerierbar, weil ihn diese Arten wegen des reduzierten Stolonensystems als Speicher für Reservestoffe benötigen. Die kleinwüchsigen Arten mit ihrem ausgedehnten Stolonensystem regenerieren dagegen die Kormoide meist ohne Substanzverlust (Svoboda, 1974).

Die geringe Zahl von Planulae bei allen *Aglaophenia*-Arten läßt erwarten, daß spezielle Substratwahlmechanismen entwickelt wurden, die das Auffinden optimaler Standorte gewährleisten.

Nach Experimenten von Kawaguti (1941) erwiesen sich die Planulae einiger hermatypischer Korallen als negativ geotaktisch und innerhalb bestimmter Grenzen als positiv phototaktisch. Bei Erhöhung der Lichtintensität kehrt sich das Verhalten um. Auf diese Weise siedeln sie sich in einer Helligkeitszone an, die dem Korallenstock optimale Lichtbedingungen bietet. Abe (1937) beschrieb für die Planulae von *Fungia*, daß sie zunächst positiv phototaktisch, in einer späteren Phase negativ phototaktisch sind. Ähnliche Verhältnisse fand Williams (1964) bei Polychaetenlarven (*Spirorbis* spp.).

Über das Verhalten der Planulae bei *Aglaophenia* gibt es bisher nur wenige, meist zufällige Beobachtungen. Nach Müller-Calé & Krüger (1913a) lassen sich die Larven von *A. octodonta* und *A. harpago* zu Boden fallen und kriechen bis zu ihrer Festsetzung umher. Die Planulae von *A. tubiformis* sind positiv phototaktisch, jedoch erfolgt die Festsetzung bei Nacht (Leloup, 1933). Zur genaueren Erklärung des Biotopwahlverhaltens sind vergleichende Untersuchungen verwandter Arten nötig, die sich hinsichtlich verschiedener Klimafaktoren ihres Standortes stark unterscheiden. Besonderer Augenmerk sollte dabei auf die Bedeutung der Zooxanthellen für die Phototaxis gerichtet werden.

c. Substratbeziehung. — Schon vor Linnaeus (1758) war es üblich, außer dem Fundort auch das Substrat anzugeben (Ellis, 1756).

Obleich bekannt war, daß *A. tubiformis* ausschließlich auf Sargassaceen vorkommt, schenkte man der so offenkundigen Substratspezifität dieser Art keine Beachtung. Nicht einmal der für Hydroiden ungewöhnliche Fall eines Parasitismus von *A. parasitica* an einer Corallinacea (Warren, 1908) regte die Bearbeitung dieses Problems an ¹⁾.

Die ersten generellen Untersuchungen über Assoziationen von Algen und Bryozoen beschrieben Rogick & Croasdale (1949). Experimentelle Arbeiten über Substratwahl bei Bryozoen folgten von Ryland (1959) und Williams (1964).

Die ersten Studien über die Assoziation von Algen mit Hydrozoen stammen von Nishihira (1964). Vom selben Autor folgten dann (1967, 1968a, b) Freilandbeobachtungen über das Substratwahlverhalten der Planulae von *Sertularella miurensis* Stechow und Laborexperimente über den Einfluß von Sargassaceen-Extrakten auf die Festsetzung und Metamorphose der Planulae von *Coryne uchidai* Stechow. Nishihira zeigte, daß ein wasserlöslicher, hitzestabiler Extrakt aus Sargassaceen die Festsetzung und Metamorphose der Planulae beschleunigt, während Extrakte aus anderen Algen entweder wirkungslos blieben oder toxisch waren.

Hydroidpolypen gehen nur mit Algen (bevorzugt Sargassaceen) rein chemotaktisch auslegbare Assoziationen ein. So kommt die Symbiose von *Podocoryne carnea* Sars nach Cazaux (1961) nicht durch die chemische Attraktivität der Schneckenschale zustande, sondern dadurch, daß die Metamorphose der sich wahllos ansiedelnden Planulae erst stattfindet, wenn die Strömungsgeschwindigkeit etwa 7 cm/sec überschreitet. Das ist im Freiland der Fall, wenn das Schneckengehäuse vom Einsiedlerkrebs *Eupagurus bernhardus* bewohnt wird, die Schnecke selbst kriecht zu langsam. Experimentell konnte die Metamorphose der Planulae auf verschiedensten Substraten (Glas, Holz, Stein und Knochensplitter) durch künstlich Bestromung ausgelöst werden.

Auch bei den kommensalen Hydroiden des Genus *Proboscidactyla*, die ausschließlich auf den Röhren der Polychaeten *Potamilla* spp. und *Pseudopotamilla* spp. leben, ist der Rheotropismus der Planula und des Kormus für das Ansiedeln der Art ausschlaggebend.

Gegentlich ist auch der Carapax von Krabben als Substrat für Hydrozoen erwähnt (Stechow, 1919). Die Krabbe *Maja verrucosa* Milne Edwards pflückt, im Phytal lebend, in ihrer Umgebung Algen und auch Hydrozoen ab und steckt sie auf kleinen Häkchen am Carapax fest. Eine unbeabsichtigt

1) Die Stolonen dieser Art dringen in die Corallinacee *Amphiroa* sp. ein und entziehen ihr über wurzelartige Rhizoide Nahrungsstoffe.

TABELLE 5
Substratbesiedlung der Arten Rovinjs.

Substrate	<i>A. octodonta</i>	<i>A. picardi</i>	<i>A. elongata</i>	<i>A. kirchenpaueri</i>	<i>A. tubiformis</i>	<i>A. harpago</i>
Freier Felsboden, Balanidenschalen	13.	17	.	5	6	.
Algen und Blütenpflanzen						
Chlorophyta : Siphonales						
<i>Codium bursae</i>	1	2	.	.	2	.
Phaeophyta : Sargassacea						
<i>Cystoseira</i> spp., <i>Sargassum</i> spp.	50	.	.	3	98	.
Rhodophyta : Squamariacea, Corallinacea						
<i>Peyssonelia squamaria</i> , <i>Pseudolitho-</i> <i>phyllum expansum</i> , <i>Lithothamnium fruti-</i> <i>culosum</i>	4	15	14	8	.	.
Angiospermae : Potamogetonacea						
<i>Cymodocea nodosa</i>	30
<i>Posidonia oceanica</i> (Rhizom)	.	4
Tiere						
Porifera : Keratosa						
<i>Hippospongia</i> sp., <i>Cacospongia</i> sp.	2	15	.	2	.	.
Bivalvia (Schalenbruchstücke)						
<i>Arca</i> sp., <i>Glycimeris</i> spp., <i>Pecten</i> spp.	1 ¹⁾	.	16	.	.	.
Bryozoa : Arcophora (tote Stöcke)						
<i>Porella cervicornis</i> , <i>Myrionozoum truncata</i>	.	.	2	.	.	.

1) auf lebender *Mytilus galloprovincialis*

in einem Probengefäß vergessene *M. verrucosa* "schmückte" sich auf diese Weise mit eben frisch gesammelter *A. tubiformis*, die allerdings auf diesem "Substrat" bisher noch nicht stolonar wachsend gefunden wurde.

Aus dem gesammelten Material von Rovinj wurde das Substrat von 309 *Aglaophenia* Kormen verglichen. Jede Probeentnahme zählte dabei stets nur einmal, auch wenn der Probenumfang mehrere Kormen auf gleichem Substrat umfaßte (Tab. 5).

A. harpago ist eindeutig substratspezifisch. Sie kommt in Rovinj ausschließlich auf *Cymodocea nodosa* vor, obwohl sie im übrigen Mittelmeer sehr viel häufiger auf *Posidonia oceanica* zu finden ist. Es ist möglich, daß dieser Unterschied auf den starken Rückgang der *Posidonia* in der nördlichen Adria zurückzuführen ist, von dem auch die kleinen Vegetationsinseln dieser Art bei Sv. Andrija und Dvije Sestrice stark betroffen sind. *A. harpago* ist nach den experimentellen Untersuchungen (Von Schenck, 1962) in der vegetativen Propagation der Kormen auf Seegrassblätter spezialisiert. Sie bevorzugt dabei, besonders bei *Posidonia*, ältere Blätter, was mit deren geringeren Tanningehalt und der Bildung von Bakterien- und Epiphytenrasen zusammenhängen dürfte. Über die Substratwahl der Planulae ist nichts bekannt, doch läßt das Fehlen auf anderen Substraten und die spezielle Ausbildung des distalen Kaulusendes (Abb. 17) auf eine Spezialisierung auf Potamogetonaceen schließen.

Die zweite adriatische Art bei der die Verteilung der Kormen auf eine Substratspezifität hindeutet, ist *A. tubiformis*. Die 10% der Kormen, die *nicht* auf Sargassaceen gefunden wurden, ließen sich in allen Fällen auf eine vegetative Stolonisation von Sargassaceen aus zurückführen. Auffallend war, daß die Anzahl der Funde von Kormoiden auf fremden Substraten in den letzten Jahren stark zunahm. Das läßt sich auf den Rückgang der Sargassaceenbestände im Seichtwasser zurückführen (Katzmann, 1972). *Cystoseira barbata* und andere Sargassaceen werden von epiphytischen Algen (*Fosliella farinosa*, *Jania rubens* und *Cladophora* sp.) die sich auf Grund der durch die Pollution bedingten Eutrophierung stark vermehrt haben — so dicht überwachsen, daß die perennierenden Stämme nicht mehr austreiben können. Nach 1-2 Jahren ist meist nur mehr die Basalscheibe der *Cystoseira* vorhanden und der Kormus auf benachbartes Substrat, Fels oder gelegentlich *Codium bursa*, übergewachsen. Die alten Stolonen gehen gemeinsam mit dem Stamm der *Cystoseira* zugrunde. In Rovinj verschwinden allerdings diese auf Fels lebenden Kormen nach weiteren 1-2 Jahren wieder, wahrscheinlich infolge von Seneszenzerscheinungen und weil keine direkte Felsbesiedlung durch die Planulae erfolgt.

Obwohl die Sammlungen von Bedot (1919b) und Stechow (1919, 1924) aus dem Tyrrhenischen Meer zeigen, daß *A. tubiformis* zwischen Neapel und Banyuls noch 1910 ebenso häufig auf Sargassaceen siedelte wie 1968 in der Nordadria, ist diese Art dort heute fast ausschließlich auf Felsboden zu

finden. Es wäre aber auch denkbar, daß die tyrrhenische Population von *A. tubiformis* schon immer auch auf Felssubstrat siedelte, die Bestände auf tieferen Felsböden aber infolge der unzureichenden Geräte zur Probenentnahme den früheren Autoren entgangen waren. An der nördlichen Grenze ihrer Verbreitung, der französischen Atlantikküste bei Roscoff, ist *A. tubiformis* spezifisch an die Sargassaceen *Cystoseira fibrosa* und *Halydris siliquosa* gebunden.

Alle übrigen mediterranen Arten (in Tab. 5 sind nur die in Rovinj vorkommenden Arten angeführt) zeigen keine spezielle Substratbevorzugung. *A. octodonta* wächst auf Fels, Balanidengehäusen, Muscheln, diversen Algen und Spongien. Die Häufigkeit, mit der diese Art in Rovinj auf *Cystoseira* vorkommt, ist auf die zur Zeit der Aufsammlung noch hohe Bestandsdichte dieser Alge im Brandungsbereich der Inseln Banjole, Figarola und der nördlichen Küste zwischen der Hospitalshalbinsel und dem Limskikanal zurückzuführen. Der bereits erwähnte starke Rückgang der Sargassaceenbestände in den letzten 2 Jahren läßt erwarten, daß diese für die istrische Küste charakteristische Epibiose bald nur noch an Museummaterial studiert werden kann.

A. picardi kommt auf den gleichen Substraten vor wie *A. octodonta*, mit Ausnahme der Sargassaceen. Dieser Unterschied ist umso auffälliger, als diese Art, ebenso wie *A. octodonta*, im beschatteten Unterwuchs der Cystoseiren häufig und regelmäßig anzutreffen ist. *A. kirchenpaueri*, die etwa die gleichen Ansprüche an Licht- und Bewegungsexposition stellt wie *A. picardi*, ist im Untersuchungsgebiet häufig auf *Cystoseira*-Stämmen zu finden. Auch *A. elongata* zeigt keine speziellen Substratansprüche (Tab. 5). Sie siedelt auf jedem ausreichend großen, meist kalkigem Substratstück, das aus dem Weichboden aufragt, im Tyrrhenischen Meer außerdem noch auf *Cystoseira adriatica*.

All diesen Arten ist das Vorkommen auf langlebigem, lagestabilen Untergrund gemeinsam. Die lebenden Substrate sind gegen Sedimentverschüttung meist ebenso empfindlich wie die *Aglaophenia*-Arten selbst. Sie stellen häufig auch die gleichen Ansprüche hinsichtlich der Wasserbewegung und Lichtintensität. Um die Rolle der edaphischen Faktoren richtig einschätzen und sie vom Einfluß klimatischer und trophischer Faktoren trennen zu können, wären noch gezielte Experimente über die Festheftung der Planulae erforderlich.

d. Beziehung zwischen der bathymetrischen Verteilung und den edaphischen Faktoren. — Die Daten über Wasserbewegungsexposition, Lichtverteilung und Substratbeziehungen der *Aglaophenia*-Arten Rovinjs und der

TABELLE 6
Die Faktoren für das *Aglaophenia*-Vorkommen in Rovinj.

	Seegangshäufigkeit 1)		Wellenexposition		Strömung		Licht 2) Substrat	
	180T/J	90T/J	extrem	mittel	schwach	10% 2%	lagestabil	
<i>A. octodonta</i>	X			X		indifferent		
<i>A. picardi</i>	X	X		X	X	X	X	nicht spezifisch
<i>A. elongata</i>					X	X	X	nicht spezifisch
<i>A. kirchenpaueri</i>	X			X	X	X	X	nicht spezifisch
<i>A. tubiformis</i>	X	X		X		X	X	Sargassaceen
Id., dichot. Modifikation					X	X	X	Sargassaceen
<i>A. harpago</i>					X	X	X	Potamogetonaceen

1) Anzahl der Windtage / Jahr, die an den Standorten Seegang bewirken, berechnet nach VATOVA, 1928, Tabelle V und dem Expositionswinkel des Probenortes.

2) Bezogen auf die Lichtintensität an der Wasseroberfläche.

Vergleich mit anderen mediterranen Standorten ermöglicht nun die Selektion der das Vorkommen der einzelnen Arten bestimmenden Faktoren. Aus diesen (Abb. 2, Tab. 6) erklärt sich auch die unterschiedliche bathymetrische Verteilung der Arten an den Stellen der Probenentnahme, ihr gemeinsames Vorkommen oder Fehlen. Im folgenden werden die Tabellen 7 bis 12 besprochen.

A. octodonta: Da diese Art starke und häufige Wasserbewegungsexposition und lagestabiles Substrat braucht, jedoch keine Ansprüche an die Lichtverhältnisse stellt, ist sie mit Ausnahme der Sedimentstrände und wellenab-

TABELLE 7

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia octodonta*.

Tiefe	0,5 m	1,0 m	2,0 m	4,0 m	8,0 m	16,0 m	32,0 m	42,0 m
mittlerer Wasserstand = 0 m								
Rt. Križ (2)								
Rt. Barabiga (3)								
Figarola NO (4)								
Figarola W (5)								
Hospitalhalbinsel (6)								
Stadtfelsen (7)								
Katarina W (?)								
Banjole, W, SW (11)								
Banjole O (12)								
Ažino N (14)								
Ažino SO (15)								
Sv. Andrija NO (16)								
Sv. Andrija W (13)								
O. Sv. Ivan na Pučini NW (20)								
O. Sv. Ivan na Pučini SW (21, 22)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini NO (23, 24)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini S (25, 26)								

geschirmten Küstenstrecken an den N-, W- und S-Kaps der Inseln und der Küste Rovinj zu finden. Wenn die Kormoide auf den Spitzen von Cystoseiren aufwachsen, erheben sie sich mit diesen bis zur Wasseroberfläche, tauchen aber auch bei Niedrigwasser noch soweit ein, daß sie ständig benetzt bleiben. Sie bestehen unbeschadet die bei Brandung immer wieder beobachtete kurzzeitige Luftexposition und in schattiger Lage die Austrocknung zur Zeit der extremen Ebbe im Frühling. Damit korreliert werden im Gegensatz zu den anderen Arten die Polypen bei kurzfristigem Luftkontakt nicht einge-

zogen, was der Grund dafür ist, daß bei frisch fixierten *A. octodonta* die Polypen häufig ausgestreckt sind. Das Ausbleiben von *A. octodonta* an einigen der tabellarisch erfaßten Standorten (Tab. 7, Abb. 2) läßt sich auf die abschirmende Wirkung vorgelagerter Inseln und in mäßig exponierten Zonen auf das Fehlen seichter Sargassaceenbestände zurückführen. Diese Faktorenkombination trifft auf die Probenorte Figarola W (5), das Kap der Hospitalhalbinsel (6), Asino (14, 15) und Hr. Sv. Ivan na Pučini W (23) zu, wo diese Art fehlt. Auf der mäßig exponierten NO-Seite der großen Figarola (4) ermöglichen Reste von *Cystoseira*-Beständen kleine Vorkommen von *A. octodonta*.

A. picardi: Sie stellt ebenso wie *A. octodonta* außer der Lagestabilität keine speziellen Ansprüche an das Substrat, bevorzugt aber deutlich Gebiete mit schwächerer Wellenexposition als *A. octodonta* und kann sogar an ausschließlich strömungsexponierten Stellen vorkommen. Das Vorkommen in tief eingeschnittenen Höhlen und Buchten zeigt, daß sie mit geringerer Seegangshäufigkeit als *A. octodonta* auskommt. Im Gegensatz zu ihr ist sie gegen höhere Lichtintensitäten (über 2000 Lux¹⁾) empfindlich. Sie ist daher nur in lichtgeschützter Lage, wie an Schattenwänden, Groß- und Kleinhöhlen (auch an der Unterseite von Felsblöcken), an den Rhizomen von *Posidonia* (NO-Seite von Sv. Andrija) und im Unterwuchs dichter Sargasseceenbestände zu finden, meidet aber im Gegensatz zu *A. kirchenpaueri* die lichtabgeschirmten Basalscheiben der Cystoseiren. Das Vorkommen in tief eingeschnittenen Buchten und Höhlen weist auf größere Resistenz gegen länger anhaltende Seegangspausen hin. Das Ausbleiben von *A. picardi* an einigen Probenorten mit ausreichender Wasserbewegung ist nur auf das Fehlen von abgeschatteten Flächen zurückzuführen.

Das trifft auf die Probenorte bei Rt. Barabiga, Figarola NO, W, und Ažino SO zu, an deren flachem Declivium Kleinhöhlen und ausreichend dichte Sargassaceenbestände fehlen (Tab. 8). Die obere Grenze der Verbreitung in 1 m Wassertiefe erklärt sich aus der Empfindlichkeit gegen Austrocknung zusammen mit den extremen Gezeiten im Frühjahr und aus dem Fehlen einer Epibiose mit Cystoseiren. Das Verbreitungsband der Art liegt stets unter dem von *A. octodonta* und verschiebt sich mit zunehmender Wellenabschirmung nach oben. Die untere Grenze liegt in Rovinj durchschnittlich bei 4 m Tiefe und nur an extrem brandungsexponierten Stellen, Banjole W und Hr. Sv. Ivan na Pučini W, bei 8 m Tiefe. In Ausnahmefällen kann

1) Gemessen mit Se-Zelle mit Streuscheibe, deren spektrale Empfindlichkeit etwa der Augenempfindlichkeit des Menschen entspricht. Die Lichtintensität sollte für diese Fragestellung eigentlich in Watt/Flächeneinheit gemessen werden, doch fehlten zur Zeit der Untersuchungen noch die geeigneten Unterwassermeßgeräte.

A. picardi in Rovinj an gut beströmten dunklen Überhängen (Banjolehöhle, 16 m; Felsüberhänge Sv. Andrija W, 10 m) auch tiefer vorkommen. Daß solche Funde nicht nur von lokaler Bedeutung sind, zeigt ein Bestand der Art im Scilla-Strom von Messina in 90 m Tiefe.

A. elongata: ist die einzige *Aglaophenia*-Art Rovinjs, die auf den tiefen Sedimentböden vorkommt und gegen die damit verbundene gelegentliche Detritusverschüttung resistent ist. Sie siedelt — nicht substratspezifisch —

TABELLE 8

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia picardi*.

Tiefe	0,5 m	1,0 m	2,0 m	4,0 m	8,0 m	16,0 m	32,0 m	42,0 m
mittlerer Wasserstand = 0 m								
Rt. Križ (2)								
Rt. Barabiga (3)								
Figarola NO (4)								
Figarola W (5)								
Hospitalhalbinsel (6)								
Stadtfelsen (7)								
Katarina W (9)								
Banjole W, SW (11)								
Banjole O (12)								
Ažino N (14)								
Ažino SO (15)								
Sv. Andrija NO (16)								
Sv. Andrija W (18)								
O. Sv. Ivan na Pučini NW (20)	nicht untersucht							
O. Sv. Ivan na Pučini SW (21, 22)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini NO (23, 24)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini S (25, 26)								

auf größeren Schellstücken und Rotalgenknollen, die bei einer maximalen Strömungsgeschwindigkeit des Wassers von 10-20 cm/sec ebenso lagestabil sind wie die Substrate am Standort der wellenexponierten Arten. *A. elongata* ist in Rovinj auf die wenigen Punkte beschränkt, wo der schwache, nördliche Küstenstrom durch den Stau an den Inseln beschleunigt wird und die Lichtintensität durch Extinktion auf 1-2% des Oberflächenlichtes abgeschwächt ist. An seichteren Stellen als 30 m Tiefe, die ähnliche Strömungsverhältnisse aber weitaus höhere Lichtintensität aufweisen (über 10% der Oberflächenintensität) bleibt sie aus (Sv. Andrija NO, 15 m Tiefe), ebenso auf den unregelmäßig und selten beströmten tiefen Weichböden. Alle übrigen Pro-

benorte (Tab. 9) sind entweder zu stark wellenexponiert oder nicht permanent beströmt. Das Verbreitungsband von *A. elongata* überschneidet sich in Rovinj mit keinem der anderen Arten, im Ligurischen Meer kommt sie jedoch gemeinsam mit *A. lophocarpa* und *A. acacia* vor (Porto Santo Stefano, Orbetello).

A. kirchenpaueri: siedelt in Rovinj ausschließlich im Schattenbiotop, sehr häufig an mittelstark exponierten oder beströmt Stellen zwischen 1 m und

TABELLE 9

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia elongata*.

Tiefe	0,5 m	1,0 m	2,0 m	4,0 m	8,0 m	16,0 m	32,0 m	42,0 m
mittlerer Wasserstand = 0 m								
Rt. Križ (2)								
Rt. Barabiga (3)								
Figarola NO (4)								
Figarola W (5)								
Hospitalhalbinsel (6)								
Stadtfelsen (7)								
Katarina W (9)								
Banjole W, SW (11)							—	
Banjole O (12)								
Ažino N (14)								
Ažino SO (15)								
Sv. Andrija NO (16)								
Sv. Andrija W (18)							—	
O. Sv. Ivan na Pučini NW (20)							—	
O. Sv. Ivan na Pučini SW (21, 22)							—	
Hr. Sv. Ivan na Pučini NO (23, 24)							—	
Hr. Sv. Ivan na Pučini S (25, 26)							—	

8 m Tiefe. Sie ist nicht an spezifische Substrate gebunden. Die Merkmalskombination von Schattenbiotop und extrem häufiger Wellenexposition oder Beströmung ist in Rovinj nur an den kleinen Inseln Banjole und Hr. Sv. Ivan na Pučini zu finden, da diese Inseln bei Seegang aus allen Richtungen von den Wellen "umlaufen" werden. Eine Ausnahme bildet das Vorkommen auf der W-Seite von Sv. Andrija, wo die Kormoide in 10 m Tiefe (gemeinsam mit *A. picardi*) dem permanenten Küstenstrom, aber nur gelegentlich, bei extremen Seegang, der Schwingungsbewegung ausgesetzt sind (Tab. 10). Der Standort dieser Art in der Straße von Messina in 90 m Tiefe weist dieselbe Licht- und Strömungskonfiguration auf. Auch kommt es dort zu

einem gemischten Vorkommen mit *A. picardi*, wie es für adriatische Standorte die Regel ist. Im Ligurischen Meer dagegen tritt *A. kirchenpaueri* wesentlich häufiger zusammen mit *A. octodonta* auf (Riedl, 1959) ¹⁾. An den Stellen in Rovinj, an denen *A. kirchenpaueri* ausbleibt, sind die Küsten entweder nicht ausreichend exponiert, oder weisen, wie im Fall der kleinen Figarola-Inseln, keine Schattenbiotope auf.

TABELLE 10

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia kirchenpaueri*

Tiefe	0,5 m	1,0 m	2,0 m	4,0 m	8,0 m	16,0 m	32,0 m	42,0 m
mittlerer Wasserstand = 0 m								
Rt. Križ (2)								
Rt. Barabiga (3)								
Figarola NO (4)								
Figarola W (5)								
Hospitalhalbinsel (6)								
Stadtfelsen (7)								
Katarina W (9)								
Banjole W, SW (11)								
Banjole O (12)								
Ažino N (14)								
Ažino SO (15)								
Sv. Andrija NO (16)								
Sv. Andrija W (18)								
O. Sv. Ivan na Pučini NW (20)	nicht untersucht							
O. Sv. Ivan na Pučini SW (21, 22)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini NO (23, 24)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini S (25, 26)								

A. tubiformis: kommt in Rovinj in einer unverzweigten und einer dichotom verzweigten Wuchsmodifikation vor. Sie ist an Sargassaceen als Substrat gebunden und benötigt für das Gedeihen ihrer symbiontischen Algen mindestens 10% des Oberflächenlichts. In Bezug auf Seegangs- und Strömungsexposition ist sie, wegen der teilweisen autotrophen Ernährung durch die Zooxanthellen, die anspruchsloseste Art des Mittelmeeres.

Die extrem bis mittelstark exponierten Exemplare (ab 0,5 m) sind stets unverzweigt. Die beströmten, jedoch nie wellenexponierten Exemplare verzweigen sich in der Nordadria im Frühjahr dichotom unabhängig von der

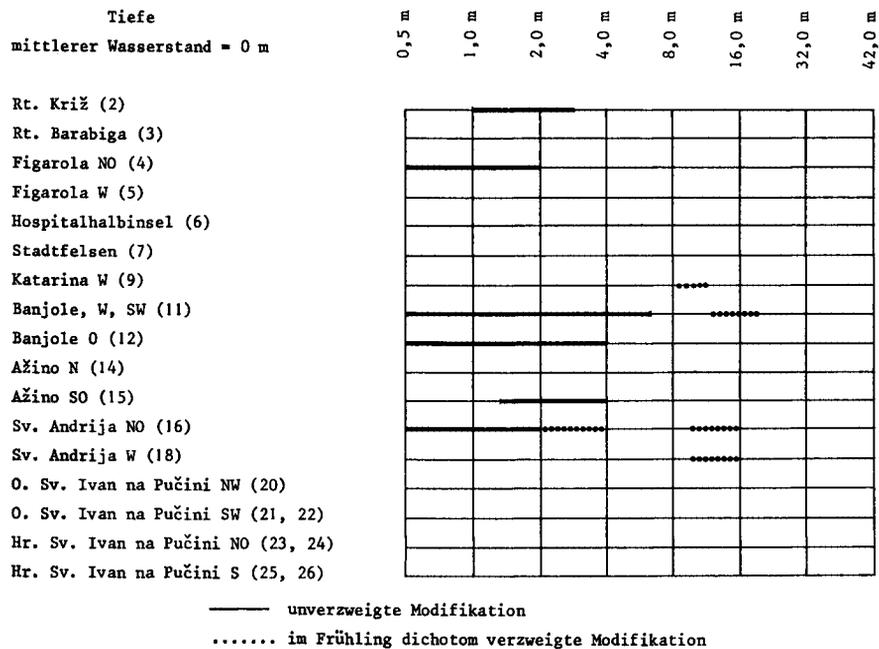
1) Die Kormoide sind hier im Durchschnitt viel kleiner als in der Adria, unterscheiden sich aber nicht in der Hydrothekengestalt.

Tiefe ihres Standortes (Sv. Andrija NO ab 3 m, Banjole W erst ab 10 m Tiefe!).

Alle großen Sargassaceenbestände in Rovinj haben Funde von *A. tubiformis* erbracht. Ihr Ausbleiben auf Rt. Barabiga, Figarola W, der Hospitalhalbinsel, dem Stadtfelsen und im seichten Litoral der Insel Katarina ist auf das

TABELLE II

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia tubiformis*.



Absterben der Cystoseiren bereits vor Beginn der Aufsammlungen zurückzuführen. Ebenso fehlen sowohl die Sargassaceen als auch *A. tubiformis* auf beiden Inseln Sv. Ivan na Pučini, dort vielleicht wegen des Dolomitgesteins. Die tiefsten Bestände wurden im relativ klaren Wasser der Banjole W in 20 m und auf Sv. Andrija W und NO in 16 m Tiefe gefunden (Tab. II).

Im Gegensatz zur strengen Sargassaceen-Substratspezifität dieser Art in der Nordadria und im Ostatlantik (zwischen der Biskaya und Bretagne) siedeln die tyrrhenischen, ligurischen und balearischen Exemplare durchaus auch auf anderen Algen und sogar auf reinem Felssubstrat.

A. harpago: ist eine ausschließlich an Potamogetonaceen gebundene *Aglaophenia*-Art. In Rovinj meidet sie im Gegensatz zu den Exemplaren aus dem Quarnero und dem übrigen Mittelmeer die *Posidonia*-Wiesen und ist nur auf *Cymodocea nodosa* zu finden. Da sie die gleiche Zooxanthellenart wie *A. tubiformis* beherbergt, benötigt sie auch entsprechende Lichtbedingungen. Auf den sandig-schlammigen *Cymodocea*-Wiesen ist die untere Lichtgrenze von 10% des Oberflächenlichts bereits in 10 m Tiefe erreicht (nicht

TABELLE 12

Vorkommen und Tiefenverbreitung der Arten bei Rovinj: *Aglaophenia harpago*.

Tiefe	0,5 m	1,0 m	2,0 m	4,0 m	5,0 m	16,0 m	32,0 m	42,0 m
mittlerer Wasserstand = 0 m								
Rt. Križ (2)								
Rt. Barabiga (3)								
Figarola NO (4)								
Figarola W (5)								
Hospitalhalbinsel (6)								
Stadtfelsen (7)								
Katarina W (9)								
Banjole, W, SW (11)								
Banjole O (12)								
Ažino N (14)								
Ažino SO (15)								
Sv. Andrija NO (16)								
Sv. Andrija W (18)								
O. Sv. Ivan na Pučini NW (20)								
O. Sv. Ivan na Pučini SW (21, 22)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini NO (23, 24)								
Hr. Sv. Ivan na Pučini S (25, 26)								

so in den bis 20 m reichenden *A. tubiformis* Beständen im klaren Banjolewasser). Die Tiefe von 8 m ist die obere Grenze der *Cymodocea* an den bisher bekannten Fundorten Rt. Križ und zwischen den Inseln Figarola. An beiden Stellen ist die Strömung, verglichen mit anderen Fundorten von *Cymodocea* ohne *A. harpago* Aufwuchs, besonders stark und das Wasser relativ arm an Detritus. Das Fehlen von *A. harpago* an den übrigen Fundstellen ist daher entweder auf das Ausbleiben von *Cymodocea* oder auf starke Verschlammlung zurückzuführen (Tab. 12).

Die Standortangaben für die Arten Rovinjs beziehen sich auf die Zeit der Aufsammlungen von 1968 bis 1971. Seit damals haben sich durch zunehmen-

den Fremdenverkehr, Industrialisierung und verzögerte Maßnahmen gegen lokale Verschmutzung der Strände eine Reihe von Veränderungen ergeben. Katzmann (1972) hatte schon frühzeitig den Einfluß von Abwasser auf das Phytal erkannt und einen Rückzug der Hochstrauchformen (*Cystoseira*, *Sargassum*) vorausgesagt. Selbst auf der Insel Banjole, die abseits der lokalen Strömungen gelegen ist, ist der ehemals vorherrschende, flächendeckende Sargassaceengürtel verschwunden und hat kahlen, nur von *Paracentrotus lividus* und *Arbacia lixula* beweideten Flächen Platz gemacht. Damit ist *A. tubiformis* von vielen Standorten verschwunden und auch die Extremformen von *A. octodonta* (Abb. 12: a2, 3). Material von diesen Standorten ist derzeit nur mehr im Museum (Naturhistorisches Museum Wien) untersuchbar.

Wahrscheinlich wird das phytalfreie Areal in den kommenden Jahrzehnten von einer *A. tubiformis* Varietät besiedelt werden, die im westlichen Mediterraan häufig auf anderen Substraten als Sargassaceen wächst. Wahrscheinlich wird auch *A. harpago*, seit jeher in Rovinj nur auf *Cymodocea nodosa* vorkommend, durch Epiphyten von diesem Substrat verdrängt werden. Diese tieferen Sedimentböden waren bisher nicht so stark durch Abwässer gefährdet, da deren maximale sommerliche Konzentration durch Ausbildung der Thermokline und hauptsächliche Einbringung mit Süßwasser zu geringer Durchmischung mit tieferen, kühleren Wasserschichten führt. Eine Angleichung an zentralmediterrane Verhältnisse mit Adaptation an mäßige Verschmutzung wäre in Zukunft denkbar, jedoch ist der Einfluß der hier wesentlich niedrigeren winterlichen Wassertemperatur heute noch nicht abschätzbar.

B. DIE BIOMETRIE DER *AGLAOPHENIA*-ARTEN ROVINJS

1. Hydrothekenproportionen der Arten

Die Beschreibung der *Aglaophenia*-Arten des Mediterrans und des Ostatlantik erfolgte lange Zeit beinahe ausschließlich nach der Hydrothekengestalt (Meneghini, 1845; Heller, 1868). Später wurden noch weitere morphologische Merkmale, wie die Corbulagestalt und der Habitus des Kormoids, in die Beschreibungen eingefügt (Allmann, 1877, 1833; Marktanner-Turneretscher, 1890). Bedot (1919b) erkannte als erster die Artspezifität unterschiedlicher Verzweigungspotenz, Stechow (1912, 1919, 1924) betonte die Artspezifität der Rippenzahl der Corbulae.

Erst in jüngerer Zeit werden biologische und ökologische Eigenschaften in der Artbeschreibung berücksichtigt, zum Teil aber nun unter völliger Vernachlässigung der Hydrothekengestalt (Von Schenck, 1965). Da biologische Daten nicht immer zur Verfügung stehen, wie zum Beispiel bei altem Mu-

seumsmaterial oder auch neueren Sammlungen von Expeditionen, sind morphologische Merkmale wie die Form der Hydrothek für die Determination aber von großer Wichtigkeit (Vervoort, 1966, 1968).

Die vorliegende Untersuchung ist ein Versuch, durch Stichproben von 4 Arten aus einem nur wenige km² großem Areal Aussagen über die Variabilität der Hydrothekenabmessungen und -proportionen zu gewinnen und danach abzuschätzen, mit welcher Zuverlässigkeit sie zur Unterscheidung der Arten herangezogen werden können.

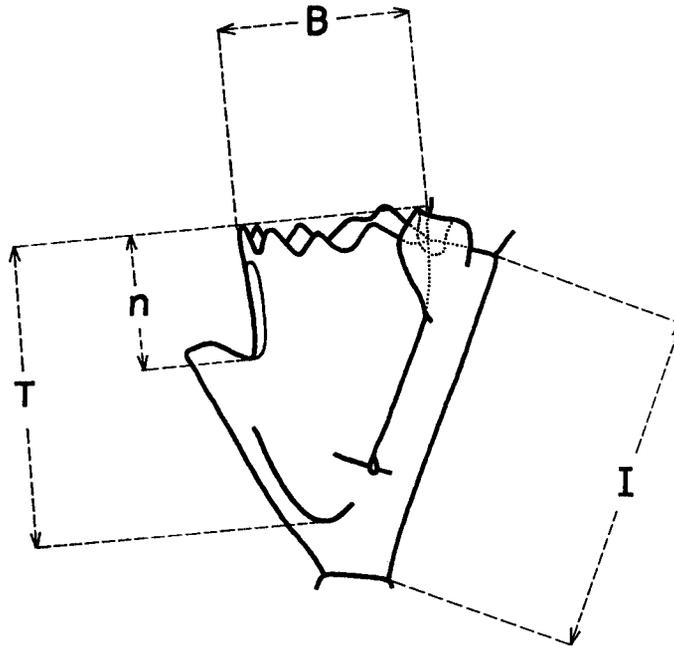


Abb. 8. Kormidienparameter der Arten. Messwerte der Parameter B, T, I, n in μm .

Dazu wurden die schon von Broch (1933) untersuchten Hydrothekenparameter — die Breite B, die "Internodienlänge" (kladialer Abschnitt der Kormidiensproßachse) I, die Hydrothekentiefe T und der Abstand von der Gabelung zwischen Hydrothek und mesialer Nematothek bis zur Spitze der Marginalzähne n — gemessen (Abb. 8). Aus den Einzelwerten wurde dann für jede Hydrothek das Verhältnis von B:T, n:T, T:I und das von Broch (1933) nicht untersuchte Verhältnis n:B berechnet. Von den Arten *A. octodonta*, *A. picardi*, *A. tubiformis*, deren dichotomer Modifikation und *A. elongata* liegen Werte von je 35 Kormidien vor. Die dichotome Modifikation von *A. tubiformis* ist nur im Frühjahr verzweigt, im Herbst bilden dieselben Kormen unverzweigte Kormoide aus. Solche unverzweigte Kormoide der

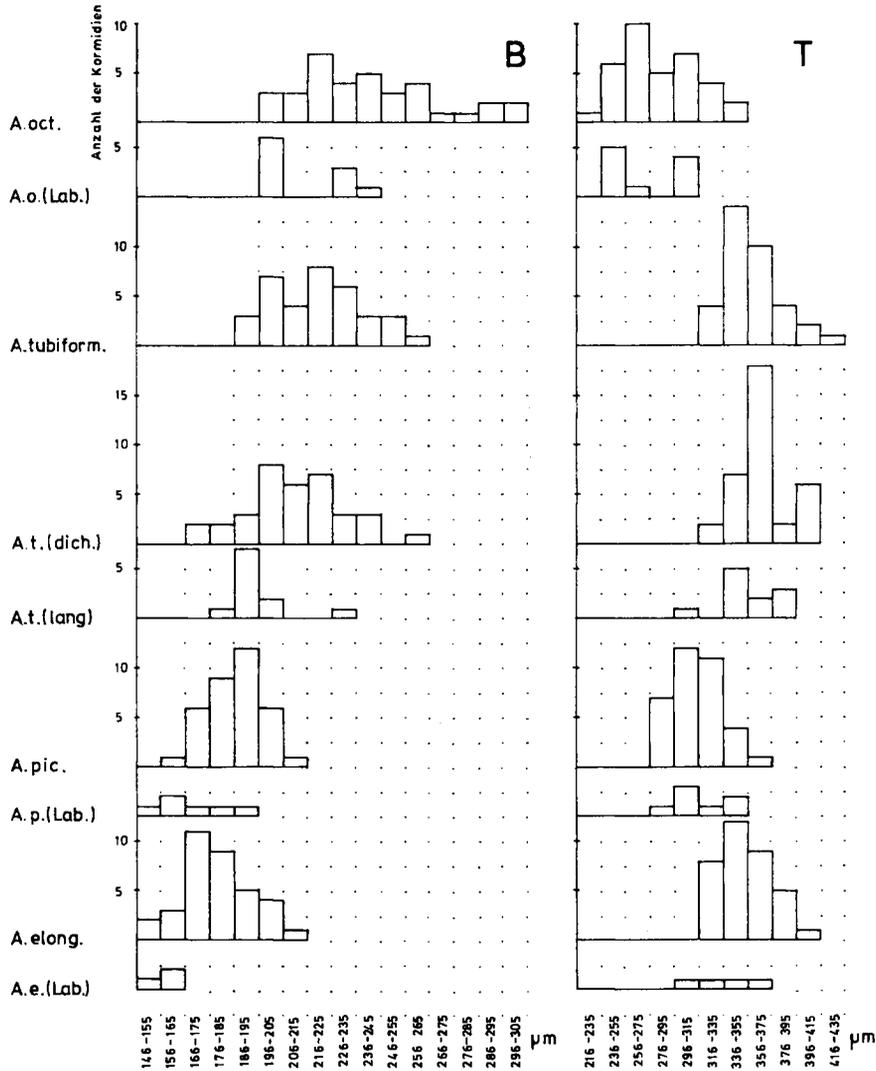


Abb. ga. Erklärung siehe Abb. gc.

Strömungsmodifikation wurden im Herbst gesammelt und 7 Kormidien gemessen (*A. tubiformis* (lang)). Für alle Messungen wurde jeweils nur 1 Kormidium/Kormus verwendet.

Auf die Untersuchung der Hydrotheken von *A. kirchenpaueri* konnte verzichtet werden, da diese Art seit der Beschreibung des intrathekalen Septums durch Marktanner-Turneretscher (1890) unverwechselbar ist. Die Art

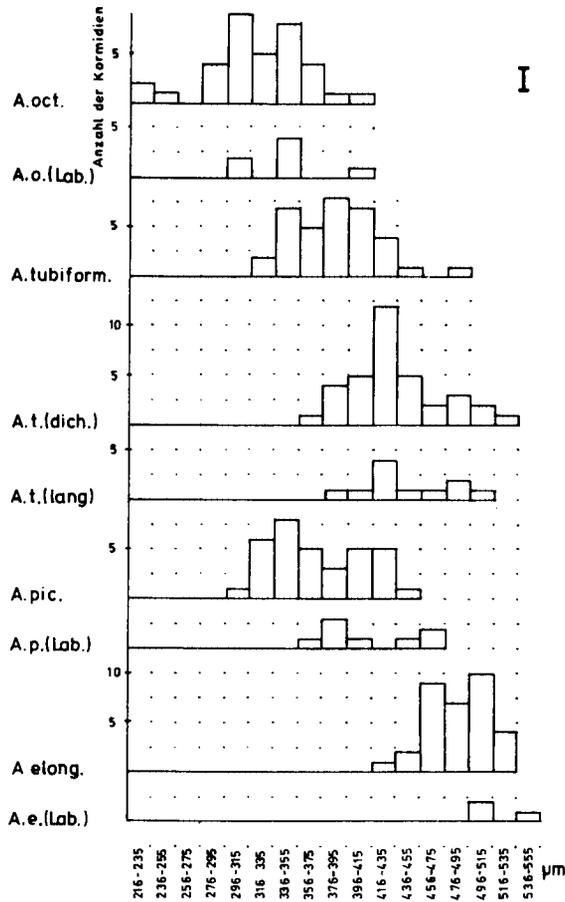


Abb. 9b. Erklärung siehe Abb. 9c.

A. harpago wurde erst nach Abschluß dieser Arbeit in Rovinj gefunden ¹⁾ und konnte daher nicht in die Untersuchung mit einbezogen werden.

Wie die Abbildungen 9a bis 9c zeigen, ist die Variationsbreite der Hydrothekendimensionen B, T, I und n so groß, daß sich die Werte der einzelnen Arten weitgehend überschneiden. Es läßt sich aber eine Reihung der Arten nach zunehmenden Werten der Parameter vornehmen. So folgt auf *A. elongata* mit der schmalsten Hydrothek *A. picardi*, *A. tubiformis*, *A. tubiformis*

¹⁾ Bisher sind nur 2 engbegrenzte Standorte in Rovinj bekannt. Da sich diese Art regelmäßig durch Teilung des Kormus vegetativ vermehrt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß fast alle bisher gefundenen Exemplare vom selben Kormus stammen und daher mit den generativ unterschiedlichen Proben der anderen Arten nur mit Vorbehalt verglichen werden können.

(dich.) und *A. octodonta*, die die breitesten Hydrotheken besitzt. Die Hydrotheken von im Labor ohne Fütterung regenerierten Kormoiden von *A. octodonta*, *A. picardi* und *A. elongata* (Svoboda, 1974, 1976) sind im Durchschnitt schmaler als die Hydrotheken derselben Arten aus dem Freiland, ebenso die von *A. tubiformis* (lang) verglichen mit *A. tubiformis* (dich.).

Die Tiefe der Hydrotheken nimmt in der Reihenfolge *A. octodonta*, *A. picardi*, *A. elongata*, *A. tubiformis*, *A. tubiformis* (dich.) zu. Die Laborregenerate haben seichtere Hydrotheken als die Freilandexemplare, ebenso die Exemplare von *A. tubiformis* (lang) verglichen mit *A. tubiformis* (dich.).

Die kürzesten kladialen Segmente finden sich bei *A. octodonta*. Von dieser Art aus nimmt die Kladiensegmentlänge über *A. picardi*, *A. tubiformis*, *A. tubiformis* (dich.) nach *A. elongata* zu. Die Laborregenerate und die Exemplare von *A. tubiformis* (lang) haben etwas längere Kladiensegmente als die durchschnittlichen Freilandhydrotheken, beziehungsweise *A. tubiformis* (dich.). Nach der Arbeit von Broch (1933) und eigenen, unveröffentlichten Untersuchungen ist die "Internodienlänge" des 1. Kormidiums von jedem Kladium wesentlich kürzer als die der folgenden Kormidien. Aus diesem Grund wurden nur die in der Mitte des Kladiums liegenden Kormidien vermessen.

Am deutlichsten unterscheiden sich die Arten im Abstand n ; n ist bei *A. octodonta* am kleinsten und nimmt in der Reihenfolge *A. tubiformis*, *A. tubiformis* (dich.), *A. picardi* und *A. elongata* zu. Bei den Regeneraten ist n etwas größer als bei den Freilandhydrotheken, ebenso bei *A. tubiformis* (lang), verglichen mit *A. tubiformis* (dich.).

Das Verhältnis von B:T war bisher eines der gebräuchlichsten Merkmale zur Unterscheidung der Arten, vor allem von *A. octodonta* und *A. tubiformis*. Die Hydrotheken werden in der Reihenfolge *A. octodonta*, *A. tubiformis*, *A. tubiformis* (dich.), *A. picardi* und *A. elongata* zunehmend schmaler und länger. Die Hydrotheken der Regenerate sind dabei relativ schlanker als die Freilandexemplare, ebenso die von *A. tubiformis* (lang) verglichen mit *A. tubiformis* (dich.). Die weitgehende Überschneidung der Werte von *A. elongata*, *A. picardi*, *A. tubiformis* und *A. tubiformis* (dich.) zeigt aber, daß die Proportion B:T zur Unterscheidung dieser Arten nicht ausreicht (Abb. 10a).

Das Verhältnis von T:I und n :T wurde bereits von Broch (1933) untersucht. Wie Abbildung 10b zeigt, ist das Verhältnis von Hydrothekentiefe zu Kladiensegmentlänge (T:I) bei allen Arten etwa gleich, nur bei *A. elongata* sind die Hydrotheken etwas seichter. Gegenüber den Freilandkormidien zeigen die Regenerate, verglichen mit der Tiefe der Hydrothek, ebenfalls verlängerte Internodien. Dagegen ergeben die Werte von n :T wieder größere

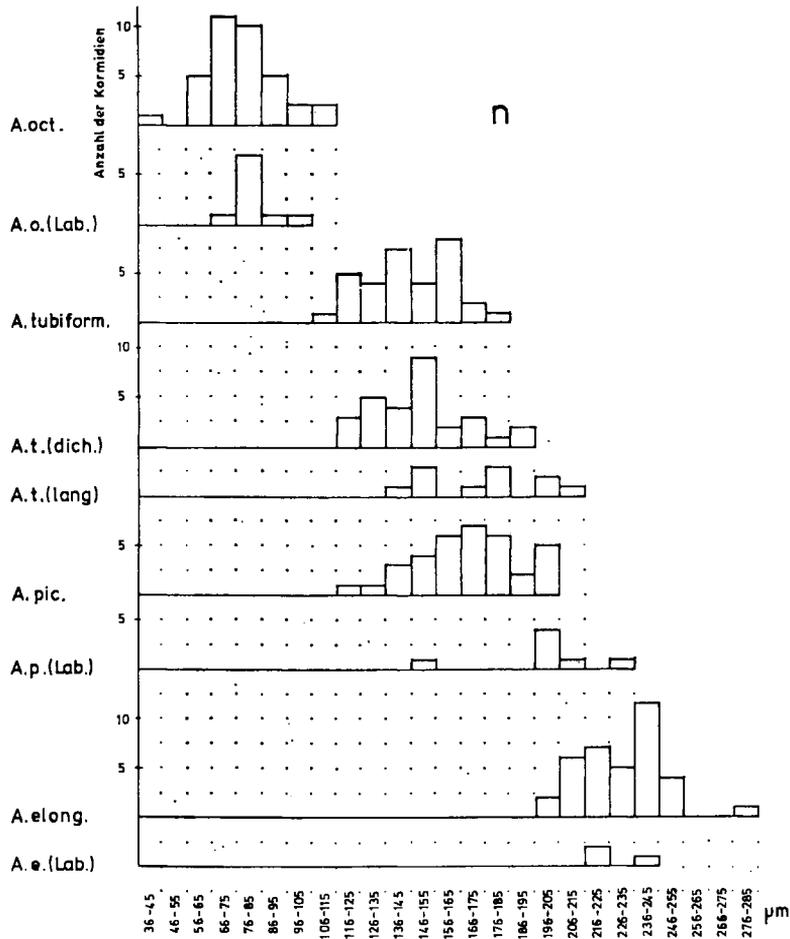


Abb. 9c. Kormidienmaße der Arten Rovinjs. Ordinate: Anzahl der Kormoide je Maßklasse. Abszisse: B, Breite der Hydrotheken; T, Tiefe der Hydrotheken (Abb. 9a). I, Länge der Sprossachse des Kormidiums ("Internodium") (Abb. 9b). n, Abstand der mesialen Nematothek vom Hydrothekenrand (Abb. 9c). A. oct., *Aglaophenia octodonta*; A. o. (Lab.), *A. octodonta*, im Labor regeneriert; A. tubif., *A. tubiformis*, wellenexponiert, unverzweigt; A. t. (lang), *A. tubiformis*, strömungsexponiert, unverzweigt; A. t. (dich.), *A. tubiformis*, strömungsexponiert, dichotom verzweigt; A. pic., *A. picardi*; A. p. (Lab.), *A. picardi*, im Labor regeneriert; A. elong., *A. elongata*; A. e. (Lab.), *A. elongata*, im Labor regeneriert.

Artunterschiede (Abb. 10b). Sie nehmen von *A. octodonta* über *A. tubiformis*, *A. tubiformis* (dich.) und *A. picardi* nach *A. elongata* zu. Die relativ zu den Freilandexemplaren größeren n:T Werte der Laborregenerate und von *A. tubiformis* (lang), verglichen mit *A. tubiformis* (dich.) zeigen, daß die

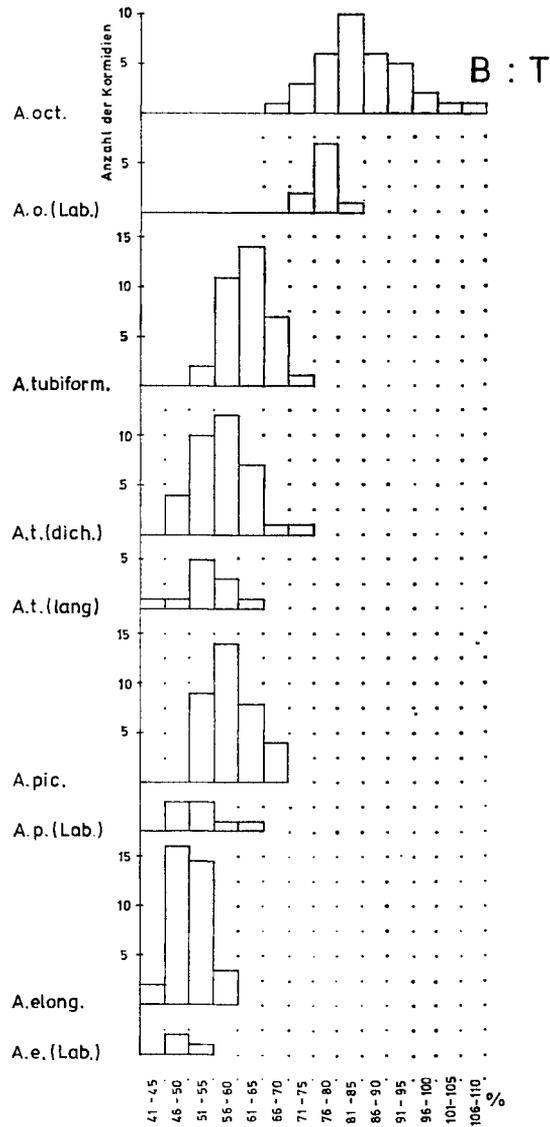


Abb. 10a. Erklärung siehe Abb. 10c.

Gabelstelle zwischen mesialer Nematothek und Hydrothek hier noch stärker basalwärts verschoben ist. Wegen der starken Überschneidung der Werte läßt sich die Proportion n:T jedoch nur zur Trennung von *A. octodonta* und *A. elongata* heranziehen, die nach anderen Merkmalen aber wesentlich einfacher zu unterscheiden sind.

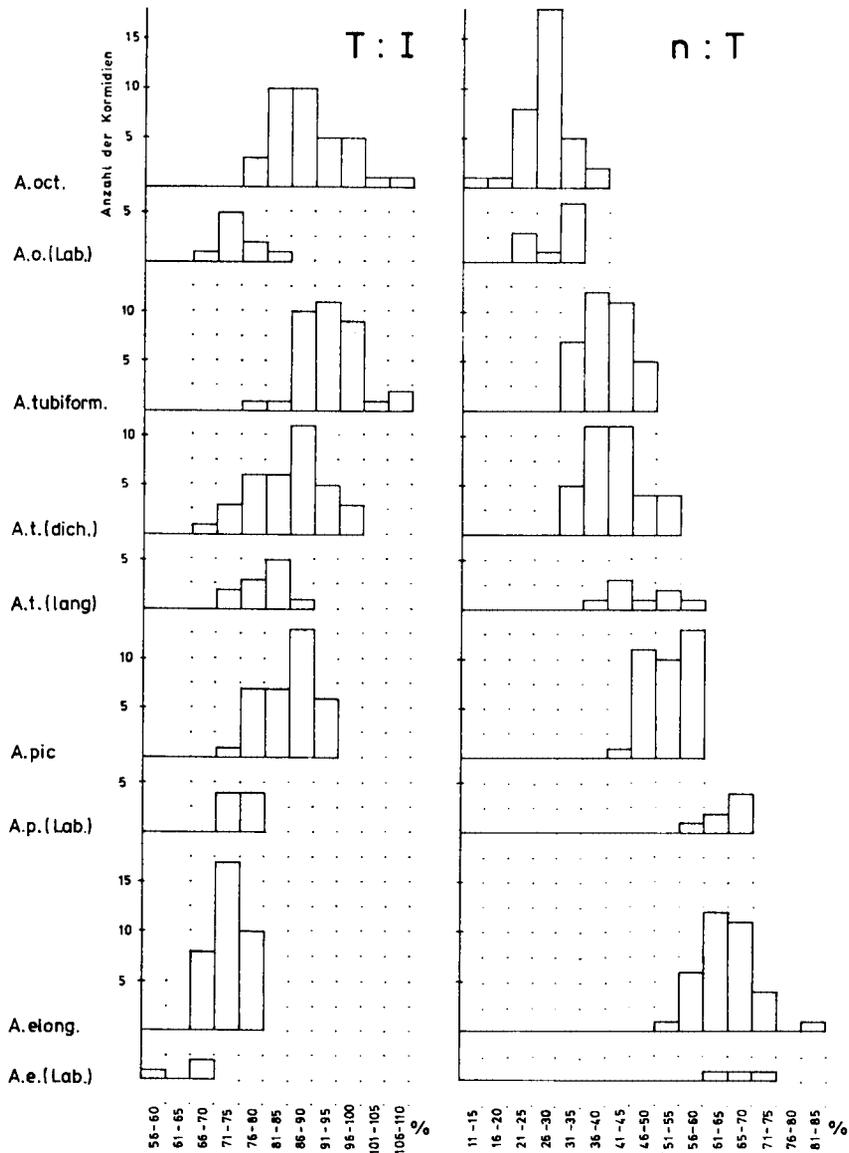


Abb. 10b. Erklärung siehe Abb. 10c.

Die von Broch (1933) nicht untersuchte Proportion n:B kann noch am ehesten zur Unterscheidung der Arten herangezogen werden. Während die Werte für n bei *A. picardi* und *A. octodonta* sehr nahe beisammen liegen und sich die für B sogar überschneiden, lassen sich die beiden Arten nach ihren n:B Werten leicht trennen (Abb. 10c). Bei Extremwerten von *A. picardi*

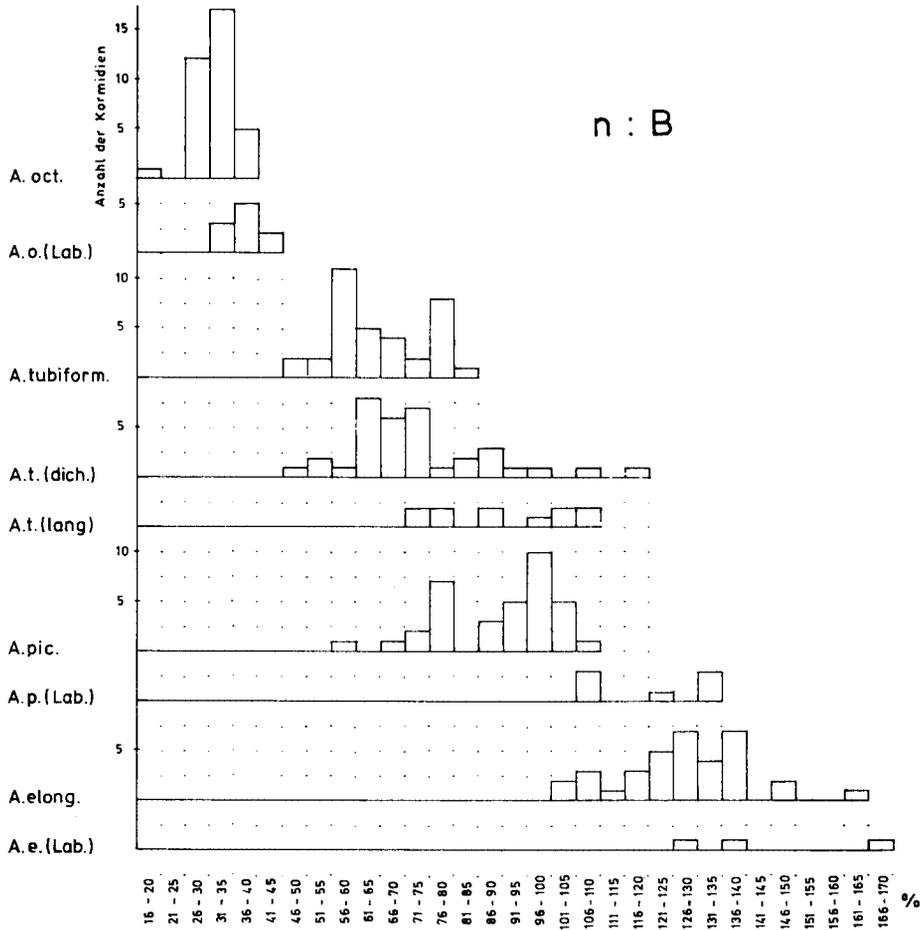


Abb. 10c. Kormidienproportionen der Arten Rovinjs. Ordinate: Anzahl der Kormidien je Maßklasse. Abszisse: B:T, Verhältnis von Breite zur Tiefe der Hydrothek (Abb. 10a). T:I, Verhältnis von Tiefe zur "Internodienlänge" der Hydrothek; n:T, Verhältnis des Abstands der mesialen Nematothek vom Hydrothekenrand zur Tiefe der Hydrothek (Abb. 10b). n:B, Verhältnis des Abstands der mesialen Nematothek vom Hydrothekenrand zur Breite der Hydrothek (Abb. 10c). Abkürzung der Artnamen wie in Abb. 9c.

und *A. elongata* und bei sehr variablen *A. tubiformis* mit ihren Modifikationen, reicht aber auch dieses Merkmal nicht zur eindeutigen Determination aus. Die Laborregenerate zeigen höhere n:B Werte als die Freilandexemplare, *A. tubiformis* (lang) höhere als *A. tubiformis* (dich.).

Wie aus den Diagrammen (Abb. 9a bis 10c) hervorgeht, ist die Variationsbreite aller untersuchten biometrischen Merkmale so groß, daß von 4 Arten aus einem relativ kleinen Gebiet wie Rovinj, nur 1 Art (*A. octodonta*) von

den übrigen mit Sicherheit unterschieden werden kann. Eine noch weitaus stärkere Variation der Merkmale ist bei Material aus einem größeren Gebiet zu erwarten, wenn es Exemplare aus verschiedenen Populationen enthält. So ähnelt *A. harpago* aus der Adria in ihrer Hydrothekenform eher *A. elongata*, während die Hydrotheken von *A. harpago* aus dem Ligurischen Meer eher den Hydrotheken von *A. octodonta* gleichen, was einige Irrtümer in der Systematik zur Folge hatte (Abb. 1511-5).

Auch Broch (1933) war der Ansicht, daß quantitative Merkmale zur Artunterscheidung bei thekaten Hydroiden nicht ausreichen und nur qualitative Unterschiede zur Determination herangezogen werden können. Broch hielt aber diesen Standpunkt in seiner Arbeit nicht konsequent durch. Er wählte Bedot (1919) und Stechow (1924) folgend, die "Formen" für *A. tubiformis* und *A. elongata* vor der biometrischen Analyse nach optischen Merkmalen der Hydrotheken aus.¹⁾

2. Einfluß der Exposition und der Jahreszeit

Die vorliegende biometrische Untersuchung bestätigt die von Riedl (1959, 1966) geäußerte Hypothese, daß die Hydrothekenform der *Aglaophenia*-Arten und Modifikationen mit der Wasserbewegung korreliert ist.

Die Reihung der Arten nach abnehmender Wasserbewegungsexposition entspricht weitgehend der Reihung nach der Zunahme der Mittelwerte für T, I, n, B:T und T:I und der Abnahme der Mittelwerte für B, n:T und n:B (Tab. 13).

Bei *A. tubiformis* findet sich diese Korrelation von Hydrothekengestalt und Wasserbewegung auch innerhalb der Art. Die stets unverzweigten Exemplare aus der wellenexponierten Zone (*A. tubiformis*) haben gedrungenere Hydrotheken als die strömungsexponierten Kormoide *A. tubiformis* (dich.) und *A. tubiformis* (lang). Bei den strömungsexponierten Kormoiden ist außerdem noch ein jahreszeitlicher Unterschied der Hydrothekenform feststellbar. Die im Frühjahr auftretenden dichotom verzweigten Exemplare haben, verglichen mit den Kormidien desselben Kormus im Sommer und Herbst, ebenfalls breitere und seichtere Hydrotheken.

Die Steuerung des Hydrothekenwachstums scheint daher zwar grundsätzlich artspezifisch zu sein (Kühn, 1909), läßt sich aber durch physikalische Faktoren wie Wasserbewegungsexposition und Temperatur und durch hormonelle Zyklen beeinflussen. Da die im Labor ohne Fütterung regenerierten

1) Nach der Revision des Materials, sowie nach den Substrat- und Tiefenangaben setzen sich seine Arten und Form folgendermaßen zusammen: *A. pluma* Forma *typica* = *A. harpago* + *A. tubiformis*; *A. pluma* Forma *helleri* = *A. octodonta*; *A. pluma* Forma *gracillima* = *A. harpago* + *A. tubiformis*; *A. elongata* = *A. elongata* + *A. tubiformis*.

Hydrotheken stets länger und schmaler sind als die von Freilandexemplaren derselben Art, bietet sich die Hypothese einer Korrelation von Trophieverhältnissen und Hydrothekenform an.

In diesem Zusammenhang muß auch die Hypothese von Broch (1933) erwähnt werden, die die Längen- und Volumszunahme der arktischen Exemplare kosmopolitischer Hydrozoenarten (Broch, 1914, 1927) — ähnlich der Bergmannschen Regel — daraus erklärt, daß mit sinkender Temperatur das

TABELLE 13

Reihung der Arten nach den Gipfeln der Messwerte und Proportionen.

Zunahme der Werte

B E - P - TI - Td - T - O
 T O - P - E - T - TI - Td
 I O - P - T - Td - TI - E
 n O - T - Td - P - TI - E

B:T E - TI - P - Td - T - O
 T:I E - TI - Td - O - P - T
 n:T O - T - Td - TI - P - E
 n:B O - T - Td - TI - P - E

T *A. tubiformis* O *A. octodonta*
 Td *A. tubiformis* (dich.) P *A. picardi*
 TI *A. tubiformis* (lang) E *A. elongata*

Gleichgewicht zwischen Auf- und Abbau körpereigener Substanz später erreicht wird. Das macht nach Broch die Größenzunahme wirbelloser Tiere gegen die Tiefe und unter höheren Breitengraden verständlich. Da nun bei Hydroiden größere Individuen im allgemeinen schlankere Hydrotheken zeigen als kleinere Individuen, wäre die Hydrothekenform letztlich von der Temperatur abhängig. Temperaturexperimente mit *Cordylophora caspia* (Pallas) (Kinne, 1957) unterstützen diese Annahme. Klarheit über die ökologischen Einflüsse auf die Hydrothekengestalt von *Aglaophenia* ist erst nach weiteren Laborexperimenten zu erwarten.

C. SYSTEMATISCHER TEIL

1. Das Genus *Aglaophenia* in der Literatur

Die Subfamilie Aglaopheniinae Stechow (1911) (= Aglaopheniidae

Broch, 1909) mit den zwei mediterranen Genera *Aglaophenia* Lamouroux (1816) und *Thecocarpus* Nutting, 1900, und die Subfamilie Plumulariinae Kühn (1913) der Familie Plumulariidae Hincks (1868) waren bei Linnaeus (1758) noch im Genus *Sertularia* Linnaeus. 1816 teilte sowohl Lamarck als auch Lamouroux das Genus *Sertularia* Linnaeus. Die (heutige) Familie Plumulariidae Hincks nannte Lamarck (1816) *Plumularia* und Lamouroux (1816) *Aglaophenia*. McCrady (1857) spaltete die (heutigen) Plumulariidae in 2 Genera, von denen er das eine nach Lamarck (partim) *Plumularia*, das andere nach Lamouroux (partim) *Aglaophenia* nannte. Diesem Beispiel folgte Agassiz (1862) und später Hincks (1868), der *Plumularia* zur Familie erhob und ihr die Genera *Plumularia* und *Aglaophenia* unterordnete.

Kirchenpauer (1872) unterteilte das Genus *Aglaophenia* (Lamouroux partim, sensu McCrady) in 4 Subgenera, von denen die Calatophora das Genus *Aglaophenia* enthielten. Nutting (1900) teilte dagegen die Plumulariidae Hincks in Eleutheroplea und Statoplea, wobei die Statoplea, um einige neue Genera erweitert, der Subfamilie Aglaopheniinae Stechow (1911) entsprechen. Das System der Plumulariidae in der Fassung von Stechow (1924) ist heute das gebräuchlichste (Riedl, 1959; Millard, 1966, 1968; Vervoort, 1966, 1968). Teilweise wird jedoch auch das System von Broch (1909), der die Statoplea (Nutting) als Familie Aglaopheniidae neben die Plumulariidae stellt, bevorzugt und gemeinsam mit Nutting's Synonymen für einige Genera verwendet (Vervoort, 1946, 1959; Pennycuik, 1959; Ralph, 1961; Van Gernerden-Hoogveen, 1956).

2. Revision der mediterranen Arten

Aus dem Mittelmeer sind bisher 2 Genera der Aglaopheniinae bekannt: *Thecocarpus* Nutting mit einer einzigen Art *Thecocarpus myriophyllum* (Linnaeus) und *Aglaophenia* Lamouroux mit einer Reihe von Arten.

Auf Grund der Variabilität des Materials regten Picard (1955) und Riedl (1959) eine Revision der mediterranen Arten an, die sich jetzt, nach beträchtlicher Erweiterung des Sammlungsmaterials und nach Sichtung der Typen, durchführen läßt.

Von insgesamt 10 Arten ist eine Art, *A. lophocarpa* Allman, für das Mittelmeer neu, eine weitere Art, *A. picardi*, bisher nicht beschrieben worden. Mit Ausnahme von *A. harpago* Von Schenck sind alle Arten unzureichend definiert. Bei 4 Arten ist das Typenmaterial unauffindbar, bei einer weiteren Art ist der Holotypus nicht fixiert worden.

Das Genus *Aglaophenia* unterscheidet sich von *Thecocarpus* durch die fehlenden Hydrotheken an der Basis der Corbulacostae. Der Kaulus aller mediterranen *Aglaophenia*-Arten ist monosiphon und segmentiert. Jedes

Segment trägt an der Frontalseite des Kormoids eine proximale Nematothek. Die Kladien und Corbulae sprossen distal der "kaulinen" Nematothek von einem etwas lateral verschobenen Vorsprung, der auf der Kuppe eine Öffnung aufweist (Abortivhydrothek) (Abb. 13) und lateral von zwei Nematotheken flankiert ist ("Apophyse", Bedot, 1919). Die Kladien stehen auf einander folgenden Segmenten alternierend und gegen den Kaulus geneigt (Aufrißwinkel, Abb. 11). Die linken und rechten Kladien liegen jeweils in einer Ebene. Die "Zoidflächen" genannten Ebenen schließen einen stumpfen

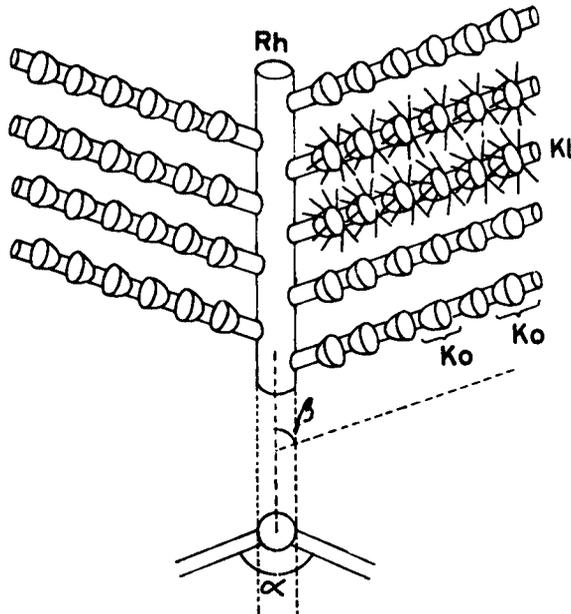


Abb. 11. Grund- und Aufrisswinkel eines Plumulariidenskormoids (nach Von Schenck, 1966). α , Grundrißswinkel; β , Aufrisswinkel; Rh, Rhachis; Kl, Kladium; Ko, Kormidium.

Winkel ein (Grundrißwinkel α , Abb. 11). Der Kaulus und die Kladien sind häufig art- und alterstypisch versad gekrümmt, wobei die Zoide auf der konvexen Seite liegen. Die Kladien setzen sich aus Kormidien zusammen, die aus einer mit der Sproßachse vollständig verwachsenen Hydrothek, einer mit der Hydrothek teilweise verwachsenen unpaaren mesialen Nematothek, und zwei lateralen distalen Nematotheken bestehen. Die Hydrothek kommuniziert mit der mesialen Nematothek durch eine unpaare Öffnung ("Ore-ficium", Bedot, 1919b) (Abb. 15b₂) (Abb. 15b₂). Mit Ausnahme von *A. tubilifera* Hincks haben alle von der Hydrothek abstehenden Nematothekenteile rinnenförmigen Querschnitt und sind nach distal offen (Taf. 5a-f, Abb. 15f₂). Am Hydrothekenrand sind 9 Marginalzähne entwickelt, deren mesialer Zahn in

der Größe häufig von den übrigen abweicht. Leloup (1939) fand eine tropische *A. pluma* (L.) und Billard (1913) die Art *A. postdentata* mit Hydrotheken, deren Rand etwas vom Kladiensegment abgehoben war und 10 Marginalzähne aufwies. Die konstante Marginalzahnzahl bei *Aglaophenia* hängt mit der konstanten Tentakelzahl (10) der Hydranthen zusammen (Taf. 3b, c), wobei der zehnte, am Kladiensegment anliegende Zahn fast immer mit dem Periderm des Kladiums verschmilzt.

Die der Sproßachse am nächsten liegenden Marginalzähne sind oft un- deutlich voneinander abgesetzt und überdies in lateraler Ansicht von den paarigen lateralen Nematotheken verdeckt. Das proximale Kormidium jedes Kladiums weicht in der Gestalt oft beträchtlich von den folgenden Kormidien ab. Das Internodium ist stets kürzer, die Marginalzähne undeutlich voneinander abgesetzt und die mesiale Nematothek meist verkürzt (Abb. 15d1,2, f1,2) oder in der Gestalt abweichend (Taf. 5g).

Die Corbulae zweigen wie die Kladien von den Kaulussegmenten ab und sind in die alternierende Reihenfolge der Kladien einbezogen. Der Stiel der Corbula besteht aus einem Kormidium, das dem proximalsten der Kladien gleicht. Vom "Rückgrat" der Corbula (Corbularhachis), auf dem die Gono- theken sitzen, zweigen alternierend die Corbularippen (Corbulacostae) ab. Die Corbulacostae der weiblichen Corbulae sind im distalen Teil (Nematokladium) vollständig, die der männlichen Corbulae nur teilweise verwachsen oder völlig frei. Der basale Teil der Corbulacostae (Metabasiskladium) ist bei beiden Geschlechtern unverwachsen, so daß zwischen den aufeinanderfolgenden Rippen kleine Öffnungen freibleiben (Taf. 5c, Abb. 16e, h2,4). Beim Verwachsen der Nematokladien werden die Nematotheken der proximalen Ränder atrophiert, so daß keine Nematotheken im Inneren der Corbula auftreten. Bei mehreren Arten kommen frei von der Corbula abstehende Corbulacostae vor, meist ist es die proximalste Rippe (Abb. 16).

In der Regel sind die Kormen getrennt geschlechtlich, doch finden sich nach Faure (1960) gelegentlich sogar innerhalb einer Corbula männliche und weibliche Gonotheken. Die proximal an den Kormoiden angelegten Corbulae werden meist vor den distal angelegten reif. Oft zeigen sich an einem Kormoid alle Übergänge, von der Anlage der Corbulaknospe bis zur fertigen Planula (Abb. 14a1).

Die Arten haben unterschiedliche Ramifikationspotenz. Die Kormoide einiger Arten sind stets unverzweigt, andere dagegen zeigen artspezifische Verzweigungsmuster mit dichotomer, anisodichotom rhachialer, frontaler oder lateraler Ramifikation. Fast alle Arten entwickeln am distalen Kaulus- ende gelegentlich segmentierte oder unsegmentierte Sprosse (Apicolstolon), aus denen neue Kormoide sprossen können (Abb. 14c,17).

Aglaophenia octodonta (Heller, 1868)

Plumularia octodonta Heller, 1868: 40, Taf. 2 Fig. 3.

A. helleri + Varietät Marktanner-Turneretscher, 1890: 271, Taf. 7 Fig. 3, 13, 14, 15, 16.

A. filicula: Kühn, 1909: 452, Fig. Ua, Taf. 21 Fig. 64-69, Taf. 22 Fig. 70-74.

A. adriatica Babić, 1911: 541, Fig. 1, 2.

partim *A. pluma*: Broch, 1911: 32, Fig. 9.

A. helleri: Stechow, 1919: 144.

A. pluma var. *helleri* Bedot, 1919b: 265.

A. octodonta = *A. pluma* var. *octodonta* Stechow, 1924: 247.

A. pluma forma *helleri* Broch, 1933: 50, Fig. 18c.

A. octodonta: Picard 1951: 344.

A. pluma forma *octodonta*: Riedl, 1959: 662.

A. octodonta: Rossi 1961: 78.

Lokalität: Nördliche Adria.

Typus: verschollen.

Keine der bisherigen systematischen Bearbeitungen seit Heller (1868) erwähnt das Typenmaterial. Der Aufbewahrungsort war wahrscheinlich das Naturhistorische Museum Wien, da hier auch das Typenmaterial von Heller's Amphipoden aufbewahrt wird. Nachforschungen in Innsbruck (Heller war der erste Ordinarius für Zoologie in Innsbruck), Triest und Chioggia (alte Hydrozoensammlung aus Triest und Rovinj, Marcuzzi, 1972) waren ergebnislos. Da *A. octodonta* auf grund der Hydrothekengestalt mit einigen Arten zu verwechseln ist, ist zur Stabilisierung der Nomenklatur ein Neotypus erforderlich.

Neotypus: Der Neotypus besteht aus einem unverzweigten Kormoid mit 28 Kladien und 1 Corbula. Er ist zusammen mit einem mikroskopischen Präparat eines Kladiums im Naturhistorischen Museum Wien unter der Inv. Nr. 13.217 aufbewahrt. Die Paratypen¹⁾, die vom selben Standort stammen, sind auf ihrem Substrat (Muschelschale und Fels) belassen und unter der Inv. Nr. 13.218 im selben Museum deponiert. Der Neotypus wurde vom Autor am "Stadtfelsen" von Rovinj, Istrien, 20 m westlich vom Hydrographenhäuschen am 6.8.1971 in 1 m Tiefe gesammelt.

Maße des Neotypus (Abb. 12:a1, 15a2). — Länge des Kormoids, 12,5 mm.

Kormidienmaße (Kladienpräparat mit 5 Kormidien, ohne basales Kormidium, $\bar{x} \pm \sigma$): Breite der Hydrothek (B), $206 \pm 8 \mu\text{m}$; Tiefe der Hydrothek (T), $238 \pm 7 \mu\text{m}$; Länge des Kladiensegments (I), $281 \pm 7 \mu\text{m}$; Abstand des Ansatzes der mesialen Nematothek zum Marginalrand (n), $74 \pm 12 \mu\text{m}$.

Morphologie (Abb. 12:a, 13a, 15a, 16a, Taf. 5c). — Die Beschreibung der Art bezieht sich auf das gesamte Typenmaterial und nicht nur auf den Neotypus.

1) Nach den Nomenklaturregeln sind zum Neotypus keine Paratypen vorgesehen, hier sind damit die Exemplare derselben Typuserie gekennzeichnet.

Das Basalstolon ist dicht verzweigt und überzieht netzartig das Substrat. Aus ihm sprossen in dichten Abständen bis zu 10 Kormoide/cm². An der Basis des monosiphonen Kaulus sind meist 2-4 stolonale Ausläufer entwickelt. Der Basalteil des Kaulus ist wenige mm lang und durch 1-4 horizontale Septen segmentiert. Auf sie folgt ein durch schräge Septen segmentiertes Prosegment mit einer frontalen Nematothek. Die anschließenden kladien- oder corbulatragenden Segmente sind ebenfalls durch schräge Septen voneinander getrennt. Die Kaulussegmente weisen die gattungstypische Nematothekenanordnung von 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek auf. Der Kaulus ist stets unverzweigt, Intersegmente und Apicalstolonen fehlen. Die Kladien, die frontal an den Kaulussegmenten inserieren, bestehen aus bis zu 15 Kormidien. Das Kladiensegment des proximalen Kormidiums ist stets kürzer als das der folgenden, und seine Hydrothek deformiert. Die folgenden Hydrotheken sind breit und seicht (Abb. 9a-10c), der Rand von 9 etwa gleich großen Marginalzähnen bestanden. Die Hydrothek ist durch eine dicke intrathekale Leiste verstärkt. Die mesiale Nematothek zweigt oberhalb der Mitte der Hydrothek ab, das bis zu 100 µm lange frei abstehende Nematothekenendstück reicht oft bis zur Höhe der Marginalzähne. Der Querschnitt des freien Endstücks ist rinnenförmig, die Verbindungsöffnung zur Hydrothek deutlich sichtbar. Die lateralen Nematotheken reichen bis zum Rand der Hydrothek und haben ebenfalls rinnenförmigen Querschnitt.

Die Kormen sind getrenntgeschlechtlich. Je Kormoid sind bis zu 4 Corbulae angelegt. Die Gonophoren der weiblichen Corbulae (aus der Adria) sind gelb bis orange, ihre Nematokladien sind vollständig miteinander verwachsen. Die männlichen Corbulae haben weiße Gonophoren und zeigen auch im reifen Zustand alle Zwischenstufen von der Bildung von Schlitzten zwischen den Nematotheken der Nematokladien bis zu vollständig freien Corbulacostae. Die erste Corbulacosta ist bei männlichen und weiblichen Corbulae meist unverwachsen. Kleine Kormoide haben meist kurze Corbulae mit nur 4 Paar Rippen, die großen Kormoide solche mit bis zu 8 Paar Corbulacostae. Der Querschnitt der Corbulanematotheken ist ebenfalls rinnenförmig (Taf. 5c). *A. octodonta* ist frei von Zooxanthellen.

Systematik. — Die Erstbeschreibung der Art stammte von Heller (1868), der sie nach adriatischen Exemplaren aus Piran als *Plumularia octodonta* beschrieb. Heller's Angaben über die fast den Rand der Hydrothek erreichende mesiale Nematothek, das Substrat und die Tiefenverteilung, sowie die Abbildung genügen zur Unterscheidung von den übrigen adriatischen Arten. Marktanner-Turneretscher (1890) bemerkte, daß sich sein Material mit 9 Marginalzähnen wegen der Zahnzahl nicht mit Heller's Art vereinigen ließe

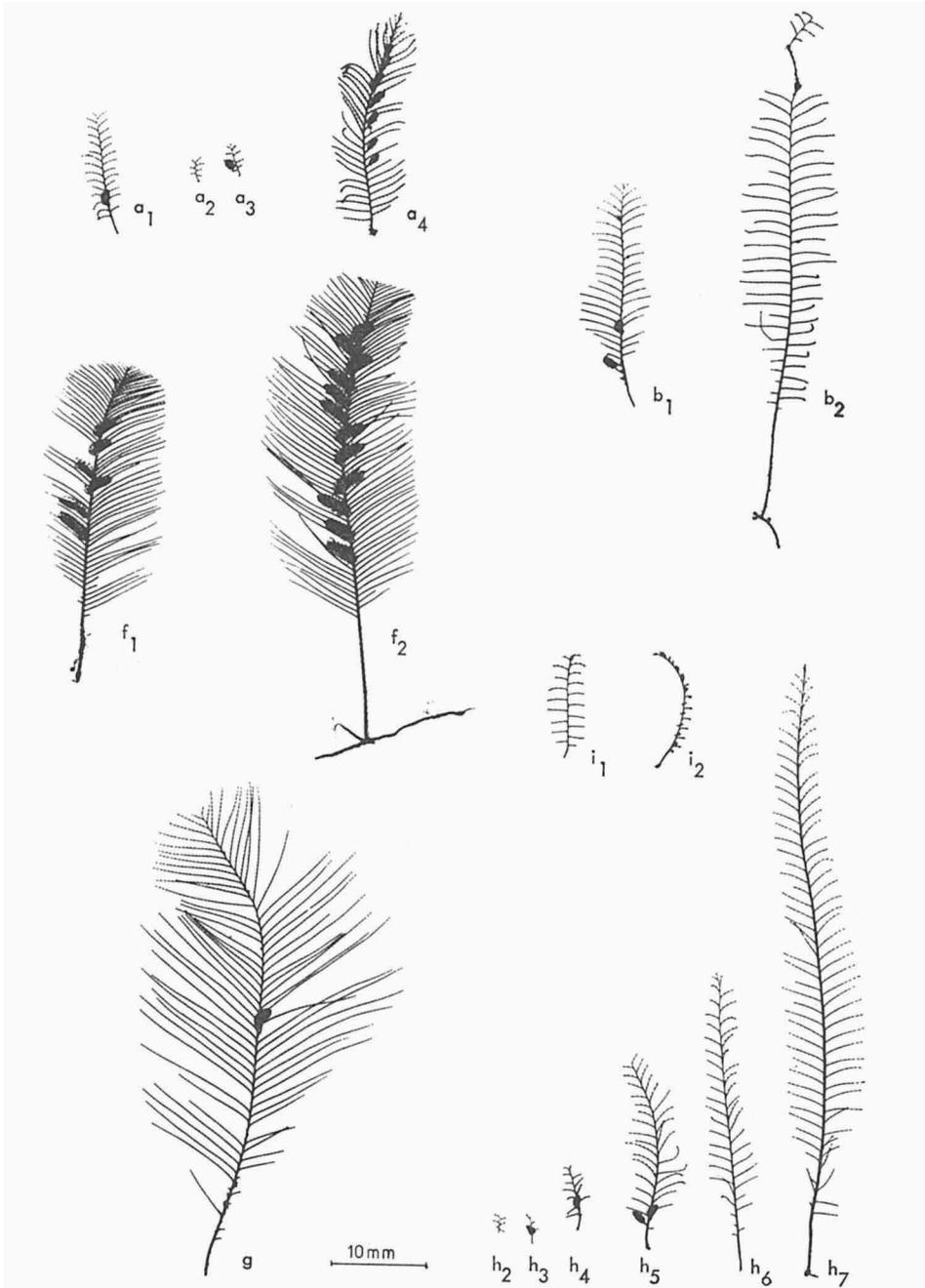
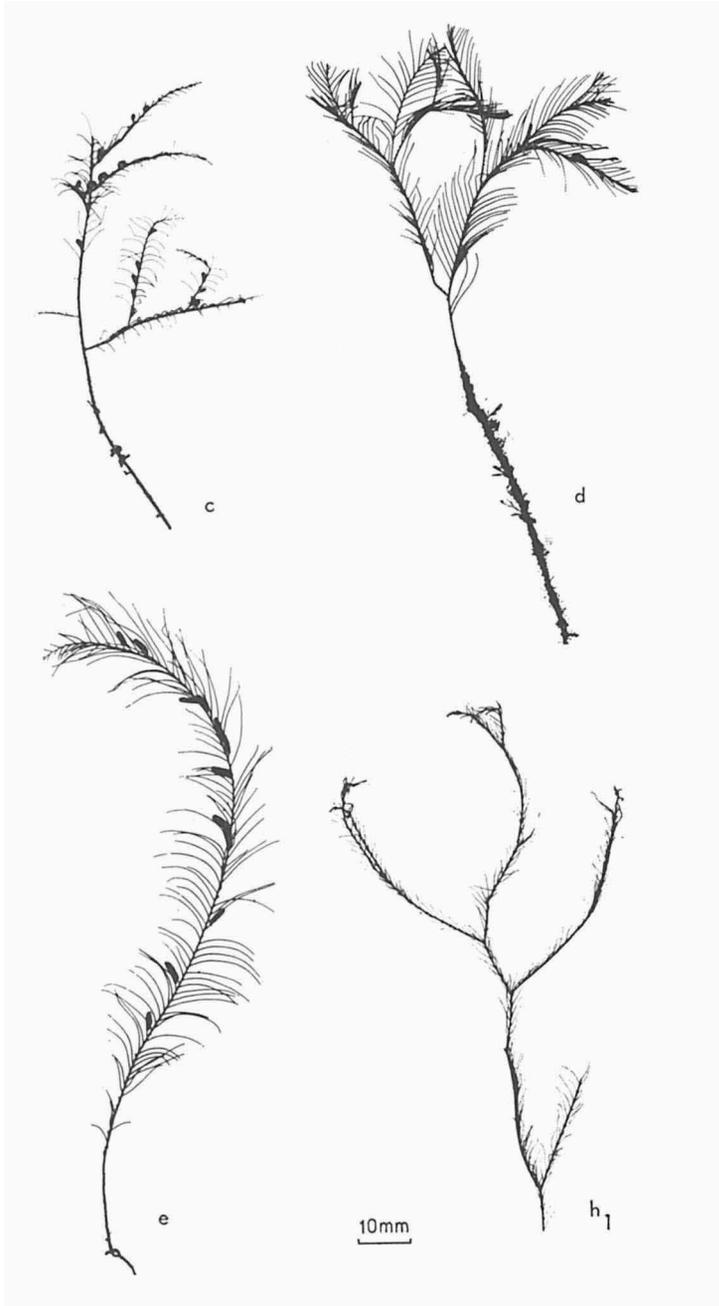


Abb. 12a. Erklärung siehe Abb. 12b.



und beschrieb sie daher als neue Art: *A. helleri*. Die als "Varietät" angeführten Exemplare, die eine auf *Cystoseira barbata* siedelnde extreme Brandungsform sind, kommen noch immer in Rovinj vor (Abb. 12:a2,3), wie ein Vergleich mit Marktanner-Turneretscher's Material (Naturhistorisches Museum Wien) zeigte. 1909 beschrieb Kühn *A. octodonta* in einer ontogenetischen Arbeit aus Neapel als *A. filicula*, wie Stechow anlässlich einer Nachuntersuchung von Kühn's Material (Bayerische Staatssammlung, München) feststellte. Die von Babić (1911) aufgestellte neue Art *A. adriatica* erwies sich bei Überprüfung des Typenmaterials durch den Autor (Zoologische Sammlung Museum Zagreb) als ebenfalls mit der nicht symbiontischen Art *A. octodonta* identisch. Nach der Abbildung sind die von Broch (1911) aus Rovinj als *A. pluma* beschriebenen Exemplare als *A. octodonta* zu erkennen. Da er über die dichotome Verzweigung des Materials berichtet, ist anzunehmen, daß die Probe auch Exemplare von *A. tubiformis* enthielt. Dieser Meinung war auch Stechow (1919). 1924 kam Stechow bei einer Revision von *A. octodonta* zu der Ansicht, daß sie sich von *A. pluma* spezifisch nach den Corbulae unterschieden läßt und daß *A. helleri* Marktanner-Turneretscher ein Synonym von *A. octodonta* ist. Ohne auf Bedot (1919b und 1921b) einzugehen, schlug er vor, sie in *A. pluma* var. *octodonta* umzubenennen. Das von Stechow determinierte Material stimmt mit Ausnahme einer einzigen Probe (*A. helleri* leg. Collins, Cette, Südfrankreich), die mit *A. tubiformis* identisch ist, mit *A. octodonta* überein (Bayerische Staatssammlung, München). Bedot (1919b) faßte die Art als Hydrothekenvariante von *A. pluma* auf und nannte sie *A. pluma* var. *helleri*. Die von Broch (1933) untersuchten Exemplare, die er nach Bedot (1919b) *A. pluma* forma *helleri* nannte, dürften nach der Hydrothekenbiometrie, dem Substrat und der Fundtiefe mit *A. octodonta* identisch sein. Picard (1951a) vereinigte nach Material aus Senegal *A. pluma* mit *A. octodonta*, da er glaubte, daß sie vom

Abb. 12b. Kormoide der Arten. a, *Aglaophenia octodonta*; 1, Neotypus, Stadtfelsen, Rovinj, 1 m Tiefe; 2, 3, extrem wellenexponierte Exemplare von *Cystoseira* spec., Banjole W, 0,5 m Tiefe; 4, Exemplar vom Lido, Venedig, Schiffahrtrinne, 1,0 m Tiefe. b, *A. picardi*; 1, Holotypus, Stadtfelsen, Rovinj, Hydrographenhäuschen, 2 m Tiefe; 2, grosses Exemplar mit Apicalstolon, Banjole W, 16 m Tiefe. c, *A. elongata*, Neotypus, Banjole W, 35 m Tiefe. d, *A. acacia*, Kap Bon, Tunesien. e, *A. lophocarpa*, Portofino, Italien, 50 m Tiefe. f, *A. tubulifera*, Lundy, Bristol Channel, 20 m Tiefe. g, *A. kirchenpaueri*, Banjole W, 6 m Tiefe. h, *A. tubiformis*. 1, Lectotypus, Rijeka, Jugoslawien; 2, 3, extrem wellenexponierte Exemplare von *Cystoseira* spec., Banjole W, 0,5 m Tiefe; 4, wellenexponiertes Exemplar, Banjole W, 2,0 m Tiefe; 5, wellenexponiertes Exemplar, Banjole W, 4,0 m Tiefe; 6, wellenexponiertes Exemplar, Banjole W, 7,0 m Tiefe; 7, strömungsexponiertes Exemplar, Banjole W, 20 m Tiefe. i, *A. harpago*, Rt. Križ, 11 m Tiefe; 1, frontal, 2, lateral.

selbem Kormus stammten. Bei einer Nachuntersuchung (1951b) stellte sich diese Ansicht jedoch als Irrtum heraus, der durch mangelhafte Präparation verursacht worden war. In derselben Arbeit berichtete er von einem Standort bei Banyuls, wo beide Arten ohne Übergangsformen nebeneinander vorkommen. Riedl (1959) folgte in der Nomenklatur der Aglaophenien Stechow (1924) und den Autoren Müller-Calé & Krüger (1913a, b) und Neppi (1917-1922). Das von Riedl als *A. pluma* forma *octodonta* geführte Material stimmt, wie eine Überprüfung der Sammlung zeigte, mit *A. octodonta* überein. 1961 fand Rossi *A. octodonta* in Portofino (Genua). In dieser Arbeit revidierte sie den von ihr 1950 verwendeten Namen *A. pluma* var. *helleri* und bezeichnete ihn, nach Stechow (1924) und Picard (1951b), als Synonym von *A. octodonta*.

Ökologie und Verbreitung. — *A. octodonta* ist während des ganzen Jahres in der Adria und im übrigen Mittelmeer mit *Corbulae* anzutreffen. Sie ist auf stark exponierte Küstenabschnitte beschränkt und nie unter 10 m Tiefe anzutreffen. Sie siedelt unspezifisch auf verschiedenen Substraten wie Fels, Muschel- und Balanidenschalen, Kalkalgen, Sargassaceen, ebenso auf Spongien sowie Ascidien von extrem sonnigen Standorten bis in schattige Kleinhöhlen.

A. octodonta ist im gesamten Mittelmeer verbreitet und auch von der portugiesischen und spanischen Nordküste bekannt. Nach Überprüfung des *A. "helleri"* Materials aus Plymouth im British Museum und im Laboratory Plymouth und nach eigenen Aufsammlungen am Eddystone Rock kommt *A. octodonta* hier ebensowenig vor, wie an der bretonischen Küste (Material: Castric Fey). Statt dessen fand sich *A. pluma*, dichotom verzweigt, mit sehr breiten, kurzen Hydrotheken.

***Aglaophenia picardi* sp. nov.**

A. sp. Picard, 1955: 190.

A. pluma forma *typica*: Riedl, 1959: 660.

A. pluma var. *teissieri* Svoboda, 1970: 676.

Lokalität: Die Typuslokalität ist die Landseite des Hydrographenhäuschens am Stadtfelsen von Rovinj, Istrien. Die Exemplare wurden vom Autor am 6.8.1971 in 2 m Tiefe gesammelt.

Holotypus: Der Holotypus besteht aus einem Kormoid mit 2 *Corbulae* und 46 Kladien. Die Paratypen bestehen aus mehreren hundert Kormoiden, die auf mit Spongien überzogenen Steinen wachsen und von derselben Lokalität stammen. Der Holotypus, von dem ein Kladienpräparat vorliegt, ist unter der Inv. Nr. 13.215, die Paratypen unter der Inv. Nr. 13.216, im Naturhistorischen Museum Wien deponiert.

Name: *A. picardi* wird zu Ehren von Prof. Dr. Jacques Picard (Marseille) benannt, der als erster die Selbständigkeit der Art erkannt hat, sie aber nicht benannte.

Maße des Holotypus (Abb. 12:b1, 15b1). — Länge des Kormoids, 23,0 mm.

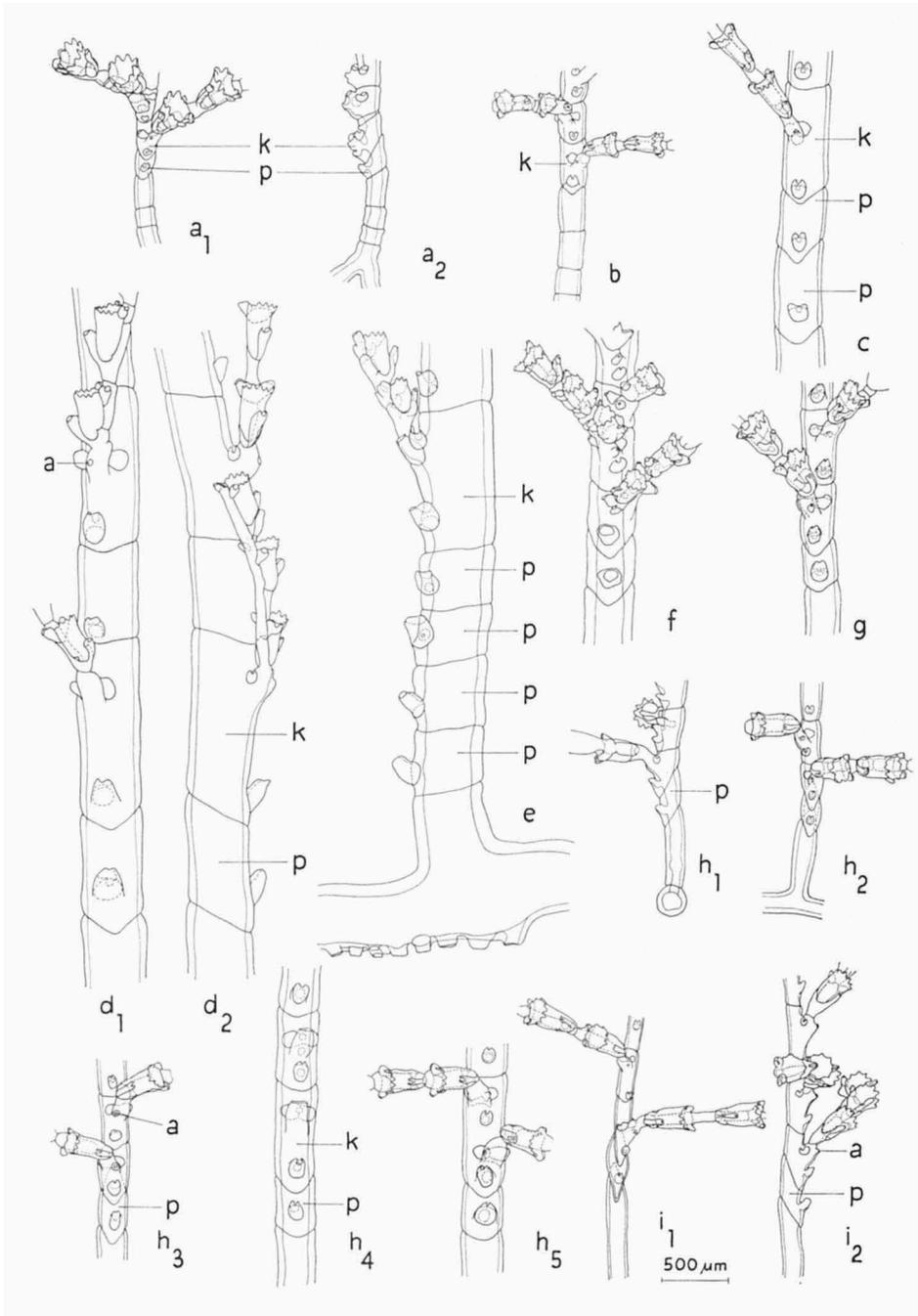
Kormidienmaße (Kladienpräparat mit 11 Kormidien, ohne basales Kormidium, $\bar{x} \pm \sigma$): Breite der Hydrothek (B), $180 \pm 7 \mu\text{m}$; Tiefe der Hydrothek (T), $274 \pm 10 \mu\text{m}$; Länge des Kladiensegments (I), $306 \pm 17 \mu\text{m}$; Abstand des Ansatzes der mesialen Nematothek zum Marginalrand (n), $137 \pm 4 \mu\text{m}$.

Morphologie (Abb. 12:b, 13b, 15b, 16b). — Die Beschreibung der Art bezieht sich auf das gesamte Typenmaterial und nicht nur auf den Holotypus.

Das Basalstolon von *A. picardi* ist dicht verzweigt. Aus ihm sprossen bis zu 5 Kormoide/cm². An der Basis des monosiphonen Kaulus sind bis zu 4 Stolonausläufer entwickelt. Der Basalteil des Kaulus ist nur wenige mm lang und durch 1-2 horizontale Septen segmentiert. Auf ein schräges Segment folgt ohne Zwischenschaltung eines Prosegments das erste Segment mit einem Kladium oder einer Corbula. Die Segmente des Kaulus sind durch schräge Septen voneinander abgesetzt und zeigen die gattungstypische Nematothekenkonfiguration von 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek. Je nach der Größe des Kormoids sind 40-80 mit Kladien oder Corbulae bestandene Segmente entwickelt. Der Kaulus ist nicht ramifiziert, Intersegmente fehlen. Sehr selten ist ein verzweigtes Apicalstolon ausgebildet, aus dem neue Kormoide sprossen können.

Die Kladien bestehen aus bis zu 20 Kormidien, die mit Ausnahme des basalen Kormidiums jedes Kladiums dieselbe Gestalt aufweisen. Das basale Kormidium hat ein verkürztes Kladiensegment und meist eine etwas kürzere Hydrothek. Die übrigen Hydrotheken sind etwa doppelt so tief wie breit, der Rand ist mit 9 gleichgroßen Marginalzähnen besetzt. Das an der Sproßachse des Kladiums anliegende Marginalzahnpaar ist in Lateralansicht durch die lateralen Nematotheken verdeckt. Die intrathekale Leiste ist nur im versalen Abschnitt der Hydrothek deutlich ausgebildet und verläuft ventrad in der Hydrothekenwand. Die mesiale Nematothek zweigt etwa im Abstand der Hydrothekenbreite vom Marginalrand ab (Abb. 9a-10c) und steht 30-50 μm frei von der Hydrothek ab. Der Querschnitt des Endstücks ist rinnenförmig. Nematothek und Hydrothek stehen durch ein elliptisches Foramen in Verbindung. Die lateralen Nematotheken reichen bis zum Rand der Hydrothek, sie haben ebenfalls rinnenförmigen Querschnitt.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Meist sind 1-2, maximal bis zu 4 Corbulae angelegt. Weibliche Corbulae zeigen vollständig verschmolzene Nematokladien, die Nematokladien der männlichen Corbulae sind nur teil-



weise auf der Höhe der Nematotheken verschmolzen. Die proximale Corbulacosta ist oft als "freie Rippe" ausgebildet. Auf sie folgen 6-9 Paar miteinander verwachsene Corbulacostae. Alle Corbulanematotheken haben einen rinnenförmigen Querschnitt.

A. picardi ist frei von Zooxanthellen.

Systematik. — Picard (1955) beschrieb die Art aus Castiglione (Algerien) als *Aglaophenia* sp. Die Übereinstimmung von *A.* sp. mit *A. picardi* ist nach Picard's Beschreibung der hohen Transparenz des Kormoids, der zarten Kladien, langgestreckten Hydrotheken und der Epibiose auf *Posidonia*-Rhizomen, wahrscheinlich. Eine Nachuntersuchung war nicht möglich, da das Sammlungsmaterial (Picard, in lit., und pers. Mitt.) verloren ging. Riedl nannte die Art, Bedot's (1919) Nomenklatur folgend, *A. pluma* forma *typica*. Riedl's Exemplare, die aus den Brandungshöhlen bei Sorrent (Neapel) stammen, stimmen mit der neuen Art überein. Diese wurde vom Autor (Svoboda, 1970), einem Vorschlag von L. Rossi (in lit.), Turin, folgend, als *A. pluma* var. *teissieri* veröffentlicht.

Ökologie und Verbreitung. — *A. picardi* ist eine sommer- bis herbstreife Art. Die ersten Corbulae sind in der Nordadria kaum vor Anfang Mai zu finden, das Reifemaximum liegt zwischen August und Oktober. Ab Mitte November nimmt die Zahl der Corbulae stark ab, zwischen Dezember und April sind die Kormen steril. *A. picardi* besiedelt das mittel exponierte Litoral zwischen der 1. und halben 2. kritischen Tiefe (etwa bis 10 m), kommt aber in Gebieten mit starker Strömung bis 90 m Tiefe vor (Straße von Messina). Sie findet sich bevorzugt auf stark schattigem Felssubstrat, Kalkschalen von Sedentariern, Rotalgen, Spongien bis tief in Brandungshöhlen. Gelegentlich besiedelt sie die Rhizome von *Posidonia oceanica*, meidet aber deren Blätter.

Bisher liegen Funde der Art aus der Nordadria, Sizilien, der tyrrhenischen und ligurischen Küste, aus Marseille und Algerien (Picard, 1955) vor. Ein

Abb. 13. Prosegmente der Arten. a, *Aglaophenia octodonta*, Rovinj; 1, frontal; 2, lateral, Kladien der basalen Kaulussegmente fehlend. b, *A. picardi*, Rovinj, stets ohne Prosegment. c, *A. elongata*, Rovinj, mit 2 Prosegmenten, frontal. d, *A. acacia*, Kap Bon, Tunesien: 1, frontal; 2, lateral. e, *A. lophocarpa*, P. S. Stefano, Grosseto, Italien, mit 4 Prosegmenten und mit röhrenförmigen Haftfortsätzen am Basalstolon, lateral. f, *A. tubulifera*, Alboran, Spanien, frontal. g, *A. kirchenpaueri*, frontal. h, *A. tubiformis*; 1, extrem wellenexponiertes Kormoid, auf *Cystoseira* spec., lateral, Banjole W, 0,5 m Tiefe; 2, dasselbe Kormoid wie 1, frontal; 3, mässig wellenexponiertes Kormoid, frontal, Banjole W, 4 m Tiefe; 4, strömungsexponiertes, unverzweigtes Kormoid, die basalen Kladien fehlend, frontal, Sv. Andrija NO, 4 m Tiefe; 5, strömungsexponiertes, dichotom verzweigtes Kormoid, frontal, Sv. Andrija NO, 4 m Tiefe. i, *A. harpago*, Rovinj; 1, frontal; 2, lateral. p, Prosegment; a, Abortivhydrothek ("Pseudonematothek").

von H. Zibrowius auf den Kap Verde Inseln gesammeltes Exemplar (ohne Corbulae) stimmt in allen morphologischen Merkmalen mit *A. picardi* überein.

***Aglaophenia elongata* Meneghini, 1845**

A. elongata Meneghini, 1845: 192, Taf. 13.

Plumularia elongata: Heller, 1868: 39, Taf. 2 Fig. 2.

nec *A. elongata*: Graeffe, 1884: 23.

A. microdonta Pieper, 1884: 217.

A. elongata: Marktanner-Turneretscher, 1890: 262, Taf. 7 Fig. 8, 12.

nec *A. elongata*: Broch, 1912: 34, Fig. 10.

nec *A. elongata*: Stechow, 1924: 252.

partim *A. elongata*: Broch, 1933: 56, Fig. 18f.

partim? *A. elongata*: Picard, 1955: 190.

Lokalität: Nördliche Adria.

Typus: nicht auffindbar.

Keine der bisherigen systematischen Bearbeitungen erwähnt seit Meneghini (1845) das Typenmaterial. Nach Meneghini war es in der I. R. Accademia di Padova hinterlegt. Diese Typensammlung besteht nach Prof. G. Soika (Museo Civico di Storia Naturale, Venedig, in lit) und A. Minelli (Universität, Padova, in lit.) nicht mehr. Meneghini's Typen sind weder in den Naturhistorischen Museen von Rovinj, Triest, Wien, noch in Chioggia (Vatova in lit.; Marcuzzi, 1972) gefunden worden.

Wegen der Hydrothekengestalt von *A. elongata* und der mangelhaften Beschreibung durch Meneghini wird diese Art häufig mit ähnlichen, bisher in der Adria nicht nachgewiesenen Arten verwechselt. Der Neotypus ist daher zur Stabilisierung der Nomenklatur der *Aglaophenia*-Arten notwendig.

Neotypus: Der Neotypus besteht aus einem 8 fach verzweigten Kormoid mit 18 Corbulae und ist mitsamt einem Kladienpräparat (mikroskop. P.) im Naturhistorischen Museum Wien, Inv. Nr. 13.219 deponiert. Die Paratypen¹⁾, die vom selben Standort stammen, sind auf ihrem Substrat (Muschelschalen und Corallinaceen) belassen und unter der Inv. Nr. 13.220 zu finden.

Die Typuslokalität ist der Schellhang am Küstensockel der W-Seite der Insel Banjole, Rovinj, Istrien. Die Exemplare wurden vom Autor am 25.7.1971 in 35 m Tiefe gesammelt.

Maße des Neotypus (Abb. 12:c, 15c1). — Länge des Kormoids, 80 mm.

Kormidienmaße (Kladienpräparat mit 9 Kormidien, ohne basales Kormidium, $\bar{x} \pm \sigma$): Breite der Hydrothek (B), $150 \pm 8 \mu\text{m}$; Tiefe der Hydro-

¹⁾ Nach den Nomenklaturregeln sind zum Neotypus keine Paratypen vorgesehen, hier sind damit die Exemplare derselben Typuserie gekennzeichnet.

thek (T), $312 \pm 19 \mu\text{m}$; Länge des Kladiensegments (I), $435 \pm 33 \mu\text{m}$; Abstand des Ansatzes der mesialen Nematothek zum Marginalrand (n), $214 \pm 8 \mu\text{m}$.

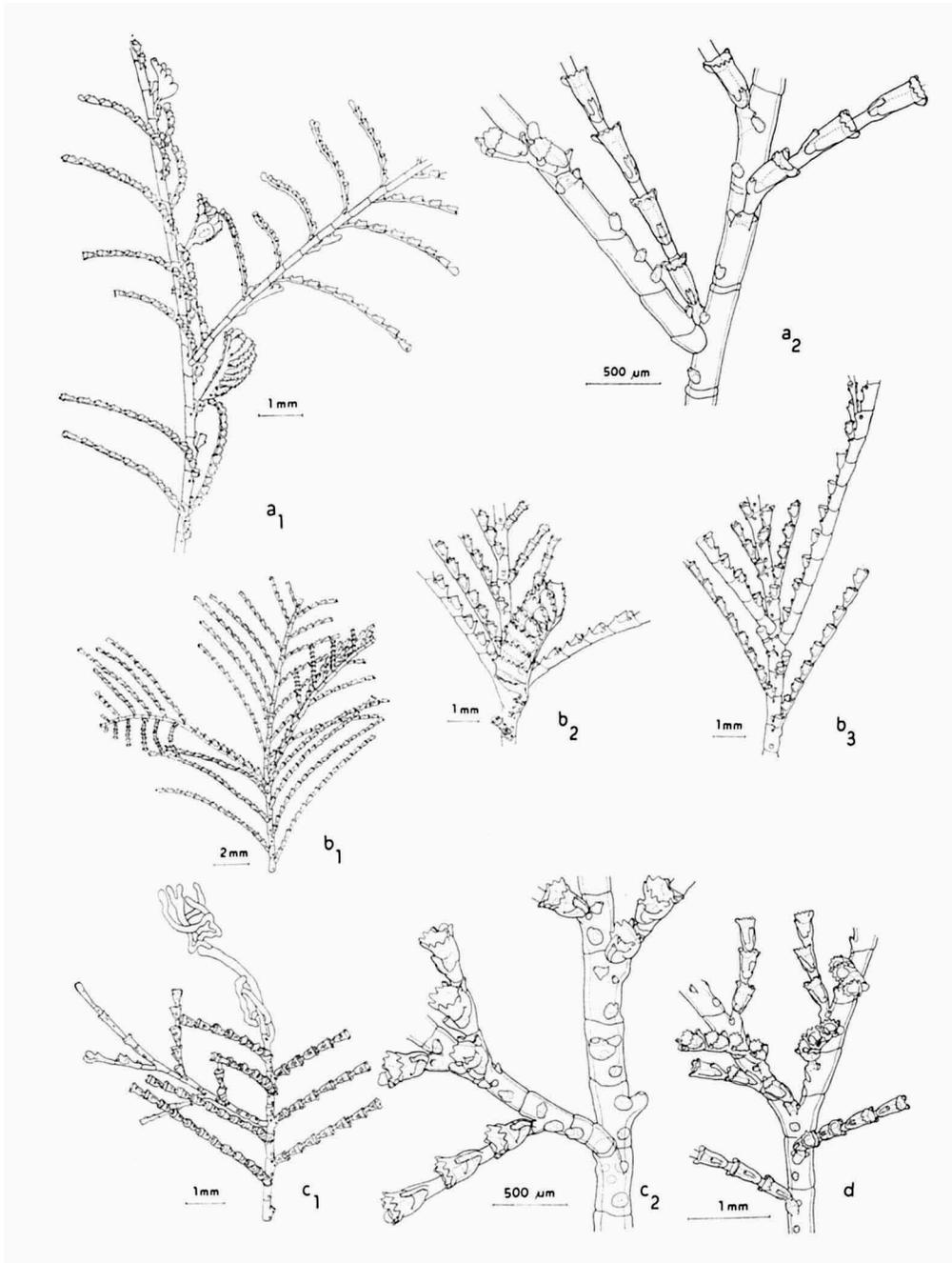
Morphologie (Abb. 12:c, 13c, 14a, 15c, 16c). — Die Beschreibung der Art bezieht sich auf das gesamte Typenmaterial und nicht nur auf den Neotypus.

Das Basalstolon von *A. elongata* ist meist kurz und wenig verzweigt. Die Kormoide proliferieren in sehr dichtem Abstand nebeneinander vom Basalstolon, wodurch der Kormus strauchartig aussieht. Nur selten treten lange Stolonen mit verstreut stehenden Kormoiden auf. Der basale undifferenzierte Kaulusabschnitt ist bis zu 10 mm hoch. Auf ihn folgen 1-4 Prosegmente mit je einer frontalen Nematothek, die durch seichte, schräge Septen voneinander getrennt sind. Die kladien- und ramitragenden Segmente sind ebenfalls durch undeutliche Septen voneinander getrennt. Sie zeigen die gattungstypische Nematothekenanordnung mit 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek. Die Rami proliferieren von Kaulus- und Ramisegmenten und inserieren proximal der Abortivhydrothek. Das Kladium (oder die Corbula) dieses Segments ist stets ausgebildet. Wegen der frontalen Proliferation des Ramus liegen die Zoidflächen des Ramus und des Kaulus nicht in einer Ebene, sondern schließen einen Winkel von etwa 60° ein. Die Zoidflächen sind einander zugekehrt.

An der Basis der Rami sind 1-3 Prosegmente ausgebildet, auf sie folgen die kladien- oder curbulaetragenden Segmente. Die Ramifikation kann sich mehrmals wiederholen und führt zu Rami 4. Ordnung. Diese komplexen Kormoide werden bis zu 30 cm hoch. Gelegentlich finden sich am Kaulusende Apicalstolonen, Intersegmente fehlen.

Die Kladien bestehen aus maximal 7-12 Kormidien. Das basale Kormidium hat gegen die übrigen eine verkürzte Sproßachse und eine etwas seichtere Hydrothek. Die übrigen Hydrotheken sind schmal und tief (Abb. 9a-10c), der Rand ist mit 9 kleinen, etwa gleich großen Marginalzähnen besetzt. Intrathekale Leisten fehlen. Die mesiale Nematothek zweigt unterhalb der Mitte der Hydrothek ab und steht $40-50 \mu\text{m}$ von ihr frei ab. Der Querschnitt des frei abstehenden Nematothekenteiles ist rinnenförmig. Die Verbindungsöffnung zur Hydrothek ist deutlich ausgebildet. Die lateralen Nematotheken überragen etwas die Marginalzähne und haben ebenfalls einen rinnenförmigen Querschnitt.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Pro Kormoid sind 10-20 Corbulae angelegt. Die Nematokladien der männlichen Corbulae sind nicht vollständig verwachsen, zwischen den Nematotheken bleiben ovale Schlitze offen. Die Nematokladien der weiblichen Corbulae sind vollständig miteinander verwachsen. Freie Rippen sind nicht ausgebildet. Die Corbulae der adriatischen



Exemplare sind aus 4-6 Paar Corbulacostae zusammengesetzt. Der Querschnitt der Corbulanematotheken ist rinnenförmig.

A. elongata ist stets frei von Zooxanthellen.

Systematik. — *A. elongata* wurde erstmals von Meneghini (1845) nach adriatischem Material beschrieben. Die Hydrothek, von der eine Abbildung vorliegt, ist nach ihren Proportionen den adriatischen Exemplaren von *A. elongata* zuzuordnen. Der Abbildungsmaßstab (300 ×, linear?) scheint beim Druck stark verringert worden zu sein, weil es keine so kleine mediterrane Art gibt. Die Ramifikationspotenzen von *Aglaophenia*, die Meneghini (1845) auf p. 191/192 behandelt hat, sind nicht bestimmten Arten zugeordnet worden. Heller (1868) führte die Art unter den Namen *Plumularia elongata* für die Adria mit dem Fundort Piran (Istrien) an. Die Abbildung der Hydrothek stimmt nach den Proportionen mit Meneghini's Zeichnung überein, die langgestreckten Segmente sprechen ebenfalls für die Übereinstimmung mit dem Neotypusmaterial. Graeffe (1884) beschrieb *A. elongata* nach Exemplaren aus Rovinj, die auf *Sargassum* wuchsen. Da in Rovinj diese Art bisher nie auf *Sargassum* gefunden worden ist, dürfte eine Verwechslung mit der häufig auf *Sargassum* siedelnden *A. tubiformis* vorliegen. Nach Marcuzzi (1972) gibt es in der Sammlung in Chioggia¹⁾ kein *A. elongata* Material von Graeffe und nach eigenen Nachforschungen auch nicht im Museum von Triest, so daß die Determination nicht mehr geprüft werden kann. Pieper beschrieb 1884 die Art als *A. microdonta* und vervollständigte die bisher sehr dürftige Beschreibung. Speziell hob er den Unterschied der dichotomen Verzweigung von *A. tubiformis* und seiner Art hervor. Nach der Beschreibung der anisodichotomen Verzweigung und der Hydrotheken, "die denen der *Agloph. elongata* Heller (!) nicht unähnlich sind", stimmt sie mit

1) Graeffe's Sammlung wurde vor dem Krieg von Vatova aus Triest nach Rovinj verlegt und 1943 von dort nach Venedig. Sie ist heute in der Hydrobiologischen Station in Chioggia (Venedig) untergebracht. Reste von Graeffe's Sammlung, größtenteils Herbarmaterial, finden sich noch im Museo Civico di Storia Naturale di Trieste.

Abb. 14. Ramifikationsmuster der Arten. a, *Aglaophenia elongata*, Rovinj, frontale Ramifikation; 1, Übersicht, mit weiblichen Corbulae in verschiedenen Entwicklungsstadien; 2, Abzweigung des Ramus vom Kaulussegment, Ramus mit 2 Prosegmenten, eines davon mit 2 Nematotheken. b, *A. acacia*, Rhachiale Ramifikation; 1, Kormoid von Kap Bon, Tunesien; 2, Holotypus mit weiblichen Corbula, Azoren; 3, Nematothekenanordnung der Kormidien der rhachialen Ramisprossachsen. c, *A. kirchenpaueri*, Rovinj; 1, laterale Ramifikation, wahrscheinlich durch Verletzung des Kormoids oder durch Seneszens ausgelöst, Ramus mit 2 Prosegmenten, regenerierte "Kormoidspitze" mit 1 Intersegment, das auch als Prosegment des regenerierten Kormoidteils gedeutet werden kann, mit Apikalstolon; 2, Ramusbildung anstelle eines abgebrochenen Kladiums. d, *A. tubiformis*, dichotome Ramifikation.

Meneghini's Art wohl überein. Marktanner-Turneretscher (1890) gab die erste vollständige Beschreibung der Art, einschließlich der Hydrothekenmaße, Angabe des Abzweigungspunktes der mesialen Nematothek von der Hydrothek und der Verzweigungsart. Die Überprüfung des Materials durch den Autor (Naturhistorisches Museum, Wien) bestätigte Marktanner's Determination. Stechow (1924) beschrieb *A. acacia* nach Sammlungsmaterial von LoBianco von den Faraglioniinseln (Capri, Neapel, Material Bedot Nr. 40, 203, 235, Bayerische Staatssammlung, München) und nach Exemplaren von Kühn (1909) nach der Anzahl der Corbularippen als *A. elongata*. Alle Exemplare stimmen jedoch hinsichtlich der rhachialen Ramifikation und der Corbulagestalt mit *A. acacia* Allman überein, wie ein Vergleich des Materials mit dem Typus von *A. acacia* durch den Autor ergab. 1912 beschrieb Broch eine von ihm in Rovinj gesammelte Art als *A. elongata*. Nach seiner Abbildung und der Beschreibung der "doppelt federförmigen" Verzweigung ist diese aber nur als dichotome *A. tubiformis* zu identifizieren. Eine Bestätigung dieser Determination ergibt sich auch aus der genauen Fundortsangabe und dem Umstand, daß die Exemplare auf *Cystoseira* in 10 m Tiefe gedredgt worden waren. An dieser Stelle kommt auch heute ausschließlich *A. tubiformis* vor. 1933 bearbeitete Broch nochmals die adriatischen Aglaophenien. Er bestimmte die Arten nach dem von Bedot (1919b) aufgestellten Schlüssel nach der Ramifikation. Nach der Revision eines Teils des Materials (Proben B 78, B 83, Zoologisk Museum, Oslo) handelt es sich bei der Probe 1, Fundort Stobreč (p. 56) um *A. elongata*, Probe 5 (Prizidnice) um *A. tubiformis*; Probe 4 ist wahrscheinlich *A. elongata*, Probe 2 und 3 nach dem Substrat *A. tubiformis*, die sich nach der Hydrothekenbiometrie nicht von *A. elongata* trennen läßt. Da das Material Broch's aber bisher nicht gänzlich nachuntersucht werden konnte, ist die Probenzusammensetzung nicht mit Sicherheit bestimmbar. Die erste Beschreibung der Art aus dem westlichen Mittelmeer gab Picard (1955) aus Castiglione, Algerien. Er führte in dieser Arbeit den Verzweigungsunterschied zwischen *A. dichotoma* (Sars) und *A. elongata* an. Aus der kurzen Diskussion über unverzweigte *A. elongata*-Kormoide und dem Verschluß des "Oreficium" (der Verbindungsöffnung zwischen der mesialen Nematothek und der Hydrothek) geht nicht hervor, ob die einfachen oder die ramifizierten Exemplare diesen Verschluß aufwiesen. Ersteres deutet auf die Verwechslung mit *A. lophocarpa* Allman hin (die Picard für synonym mit *A. elongata* hält), letzteres würde auf die Verwechslung mit *A. acacia* Allman hinweisen, die beide im Mittelmeer diesen "Oreficium" Verschluß zeigen. Leider ging das Material in Marseille verloren (Picard, in lit.), so daß die zoogeographisch interessanten Exemplare nicht mehr überprüft werden können.

Ökologie und Verbreitung. — *A. elongata* ist im Mittelmeer eine sommer- bis herbstreife Art. Die ersten Corbulae finden sich in der Adria nicht vor Juli, größere Mengen aber erst im September und Oktober. *A. elongata* siedelt in Istrien auf Muschelschalen und Corallinaceen der sekundären Hartböden zwischen 32-42 m Tiefe. Im Tyrrhenischen und Liturgischen Meer kommt sie auf primären Hartböden gut beströmter Kaps zwischen 20-50 m Tiefe, gelegentlich gemeinsam mit *A. acacia* und *A. lophocarpa* vor.

Bisher ist *A. elongata* aus der Adria, SW-Griechenland, dem Tyrrhenischen und Ligurischen Meer und vielleicht von der Algerischen Küste bekannt geworden. Vom Ostmediterranean liegen noch keine Funde vor. Alle Berichte aus dem Atlantik sind vorläufig anzuzweifeln, da die Art bisher ausschließlich nach der Hydrothekenbiometrie bestimmt wurde. In einem Fall (Van Gemerden-Hoogeveen, 1965) konnte durch den Autor eine Verwechslung mit *A. acacia* aufgeklärt werden (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Coll. Nr. Coel. 1710).

Aglaophenia acacia Allman, 1883

A. acacia Allman, 1883: 38, Taf. 12 Fig. 1-4.

A. acacia: Marktanner-Turneretscher, 1890: 270, Taf. 7 Fig. 7.

A. acacia: Pictet & Bedot, 1900: 44, Taf. 10 Fig. 4-7.

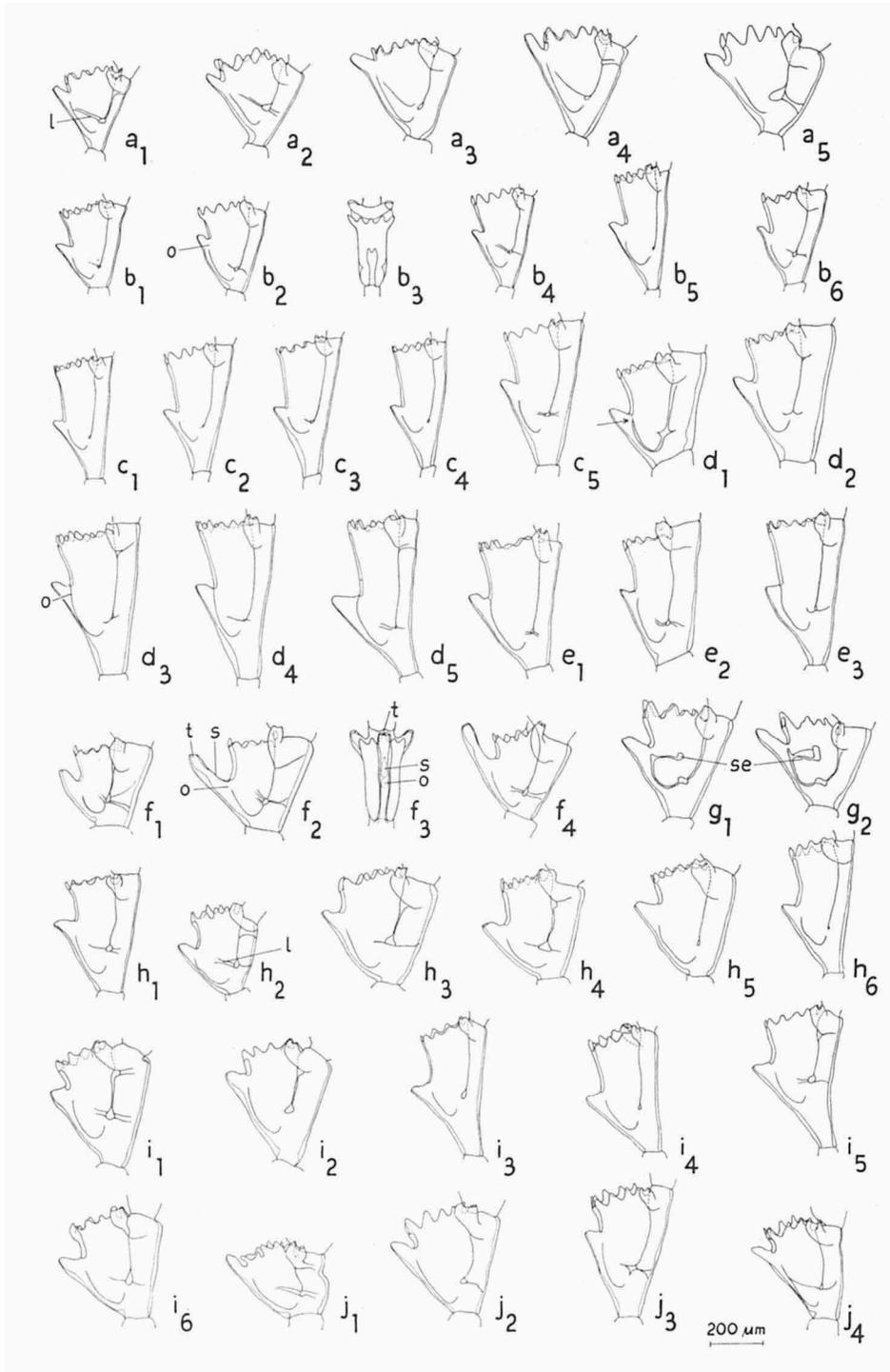
A. acacia: Kühn, 1909: 254, Fig. Ub, V.

Lokalität: Azoren.

Holotypus: Der Holotypus wurde von der "Challenger" am 2.7.1873 auf der Station 75 (38°37' N, 28°30' W) aus 800 m Tiefe gedredgt. Er ist im British Museum (Natural History), London, deponiert. (Abb. 14b2, 15d1,2).

Morphologie (Abb. 12:d, 13d, 14b, 15d, 16d). — Die Beschreibung von *A. acacia* bezieht sich nicht nur auf den Holotypus, sondern auch auf Material von Marktanner-Turneretscher, Kühn, Stechow und eine eigene Aufsammung von Monte Argentario, Italien.

Die Kormoide wachsen dicht nebeneinander büschelförmig von einem kurzen, wenig verzweigten Basalstolon auf. Der basale Teil des Kaulus ist auf eine Länge von 30-60 mm unsegmentiert. Nach dem undeutlich durch schräge Septen abgegrenzten Prosegment mit einer frontalen Nematothek folgen eine große Zahl von Kaulussegmenten, deren Nematothekenanordnung (3 kauline Nematotheken und 1 Abortivhydrothek) erkennen läßt, daß sie ursprünglich Kladien trugen. 30-100 mm über dem Prosegment befindet sich die erste Verzweigungsstelle des Kaulus. Die Rami entstehen durch die Umwandlung der Kladien zu rhachialen Sproßachsen. Meist sind an der Verzweigungsstelle zwei aufeinander folgende Kladien in Rami umgewandelt, gelegentlich jedoch findet sich anstelle eines Ramus eine Corbula. Da der



Kaulus an der Verzweigungsstelle versad geknickt ist, entsteht der Eindruck einer radiärsymmetrischen Dreifachgabelung des Kaulus (Abb. 14b). Der basale Abschnitt der Rami besteht aus einer größeren Anzahl von Kormidien, deren mesiale Nematothek teilweise von der Hydrothek abgerückt ist. Auf sie folgen normale Kaulussegmente, an denen Kladien oder Corbulae inserieren. Die Abzweigungsstelle besteht aus einem einzigen, wahrscheinlich durch die Verwachsung von 3 Segmenten zusammengesetzten Segment, an dem proximal ein normales Kladium inseriert. Dieses ist, wie an den anderen

Abb. 15. Kormidien der Arten. a, *Aglaophenia octodonta*; 1, extrem wellenexponiertes Kormoid auf *Cystoseira* spec., mit ausgeprägter intrathekaler Leiste (l), Banjole W, 0,5 m Tiefe; 2, Neotypus, Rovinj, Stadtfelsen, 1 m Tiefe; 3, 5, extreme Kormidienformen (bezogen auf n:B), Rovinj; 4, durchschnittliche Kormidienform (bezogen auf n:B), Rovinj. b, *A. picardi*; 1, Holotypus, Stadtfelsen, Hydrographenhäuschen, Rovinj, 1,5 m Tiefe; 2, Kormidium lateral, mit schwacher intrathekaler Leiste, Rovinj; 3, dasselbe Kormidium wie 2, frontal, o, Oreficium; 4, 6, extreme Kormidienformen (bezogen auf n:B); 5, durchschnittliche Kormidienform (bezogen auf n:B); 6, Exemplar aus Portofino, Genua, Italien. c, *A. elongata*; 1, Neotypus, Banjole W, 35 m Tiefe; 2, 4, extreme Kormidienformen (bezogen auf n:B), Rovinj; 3, durchschnittliche Kormidienform (bezogen auf n:B); 5, Exemplar aus Elba, Italien. d, *A. acacia*; 1, Holotypus, Azoren, Challenger Expedition, basales Kormidium eines Kladiums, mit teilweisem Verschluss des "Oreficiums"; 2, Holotypus, Kormidium von der Spitze des Kladiums wie 1; 3, Exemplar von Kap Bon, Tunesien, Kormidium aus der Mitte des Kladiums, "Oreficium" durch eine dünne Membran verschlossen; 4, Exemplar von Capri, Neapel, Italien, Kormidium aus der Mitte des Kladiums, "Oreficium" durch eine dünne Membran verschlossen; 5, Exemplar aus P. S. Stefano, Grosseto, Italien, "Oreficium" durch dünne Membran verschlossen. e, *A. lophocarpa*; 1, Exemplar aus Portofino, Italien, "Oreficium" durch dünne Membran verschlossen; 2, Exemplar aus P. S. Stefano, Grosseto, Italien, "Oreficium" durch dünne Membran verschlossen; 3, Exemplar aus La Gahiniac, Côte d'Azur, "Oreficium" durch dünne Membran verschlossen. f, *A. tubulifera*; 1, basales Kormidiums eines Kladiums, mit rinnenförmiger mesialer Nematothek, Alboran, Spanien; 2, zweites Kormidium desselben Kladiums wie 1, mesiale und laterale Nematotheken röhrenförmig; 3, dasselbe Kormidium wie 2, frontal, mit nahtförmiger teilweiser röhrenförmiger Verwachsung des Nematothekenendstücks; t, terminale Öffnung der mesialen Nematothek; s, Öffnung der Nematothek nach distal; o, Verbindungsöffnung zur Hydrothek ("Oreficium"); 4, Exemplar aus Lundy, Bristol Channel. g, *A. kirchenpaueri*; 1, Exemplar aus Rovinj, se, intrathekales Septum; 2, Exemplar aus Portofino, Italien. h, *A. tubiformis*; 1, Lectotypus, Rijeka, Jugoslawien; 2, extrem wellenexponiertes Kormoid, auf *Cystoseira* spec. Banjole W, 0,5 m Tiefe, mit ausgeprägter intrathekaler Leiste und segmentierter Sprossachse; 3, 4, extreme Kormidienformen von unverzweigten, wellenexponierten Kormoiden (bezogen auf n:B); 5, 6, extreme Kormidienformen von dichotom verzweigten, strömungsexponierten Kormoiden (bezogen auf n:B). i, *A. harpago*; 1, Holotypus, Pozzuoli, Neapel, Italien; 2, Exemplar von Elba, Italien; 3, Exemplar von der Insel Figarola; 4, Exemplar von Rt. Kriz; 5, Exemplar von Zlarin, Sibenik, Jugoslawien; 6, Exemplar vom Cabo de Gata, Almeria, Spanien. j, *A. pluma*; 1, Lectotypus, Fundort unbekannt, Linnean Society, London; 2, Exemplar aus Cete (= Sete, Südfrankreich, leg. Stechow); 3, Exemplar vom Cabo de Gata, Almeria, Spanien; 4, Exemplar vom Telefonkabel Tanager-Spanien (British Museum (Natural History), London).

Kaulussegmenten, von 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek begleitet. Distal vom Kladium zweigen die rhachialen Rami ab, die lateral der Ansatzstelle von je 2 Nematotheken flankiert werden. Die frontalen kaulinen Nematotheken und Abortivhydrotheken der rhachialen Rami fehlen. Die normalen Kladien sind aus 15-20 Kormidien aufgebaut. Das proximalste Kormidium weist gegenüber den folgenden Kormidien ein verkürztes Kladiensegment und eine etwas deformierte Hydrothek auf. Die übrigen Hydrotheken sind schmal und tief ($B:T = 0,6$). Der Rand der Hydrothek ist mit 9 Marginalzähnen besetzt, die von frontal nach versal kleiner werden (von $30 \mu\text{m}$ auf $20 \mu\text{m}$). Die intrathekale Leiste ist nur undeutlich zu sehen. Die mesiale Nematothek zweigt etwa in der Mitte der Hydrothek ab ($n:B = 0,9$) und steht $80 \mu\text{m}$ von ihr frei ab. Der freistehende Nematothekenteil hat einen rinnenförmigen Querschnitt. Die Verbindungsöffnung zwischen der mesialen Nematothek und der Hydrothek ist bei topologisch älteren Hydrotheken der mediterranen Exemplare sekundär durch eine Membran verschlossen. Die lateralen Nematotheken, die den Hydrothekenrand etwas überragen, haben ebenfalls einen rinnenförmigen Querschnitt.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Je Kormoid sind bis zu 10 Corbulae angelegt. Die weiblichen Corbulae sind vollständig geschlossen, männliche Corbulae fehlen im vorliegenden Material. Die Corbulae sind wegen ihrer großen Zahl von Corbulacostae (10-12 Paar) langgestreckt. Gelegentlich tritt am Ende der Corbula eine unverwachsene Rippe auf. Die Nematotheken der Corbula haben ebenfalls einen rinnenförmigen Querschnitt.

A. acacia ist frei von Zooxanthellen.

Ökologie und Verbreitung. — Aus dem eigenen Material liegen Corbulae aus dem Juli vor, von den übrigen mediterranen Exemplaren ist der Zeitpunkt der Aufsammlung unbekannt. Die Kormen kommen gemeinsam mit *A. elongata* und *A. lophocarpa* auf leicht beströmten primären Hartböden ab 40 m Tiefe vor.

Die bisherigen mediterranen Fundorte sind Kap Bon (Tunesien), die Faraglioni-Inseln (Capri, Neapel) und die Insel Argentarola (Monte Argentario, bei Grosseto, Italien). Aus dem Atlantik sind Funde von den Kanarischen Inseln (15-800 m Tiefe), der Karibischen See (Tortugas, Exemplar im Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Coll. Nr. Coel. 1710, Tortugas, 9 m Tiefe) und NW-Spanien (Id., Coll. Nr. Coel. 1911, 2160) aus 12 und 27 m Tiefe bekannt.

***Aglaophenia lophocarpa* Allman, 1877**

Aglaophenia lophocarpa Allman, 1877: 41, Taf. 24 Fig. 1-4.

A. apocarpa Allman, 1877: 41, Taf. 24 Fig. 5-9.

A. apocarpa: Beáot, 1921a: 43, Taf. 6 Fig. 45-47.

A. lophocarpa: Stechow, 1924: 250.

A. elongata: Picard, 1955: 190.

Lokalität: Tortugas-Inseln, Karibische See.

Holotypus: Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts (nach Nutting, 1900).

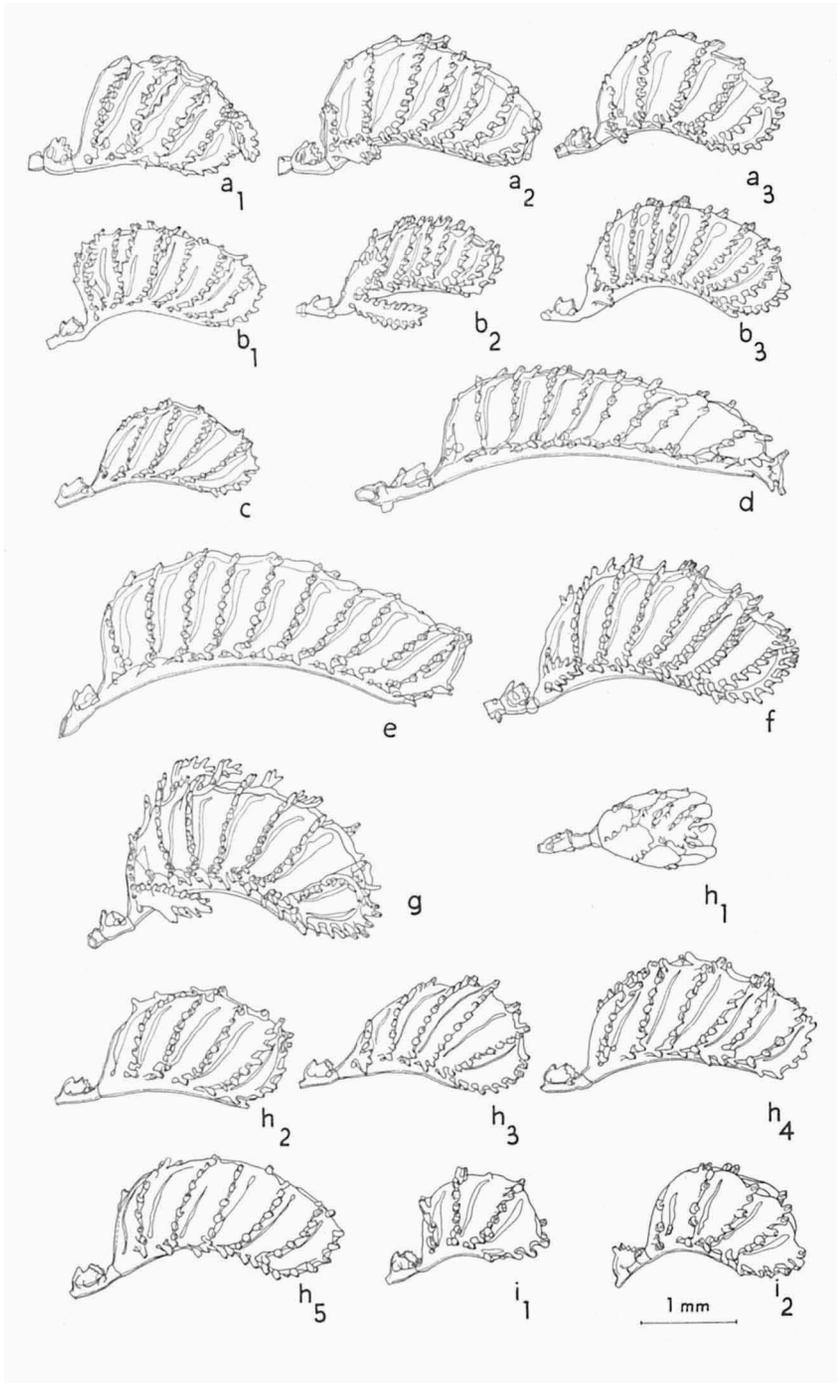
Morphologie (Abb. 12:e, 13e, 15e, 16e). — Die Beschreibung erfolgt ausschließlich nach eigenem Sammlungsmaterial von der Insel Filicudi, Sizilien, der Insel Argentarola (Monte Argentario, bei Grosseto) und Portofino (Genua).

Das Basalstolon ist wenig verzweigt. Die monosiphonen Kormoide sprossen aus ihm in Abständen von 20-50 mm. Die Kauli, die 30-150 mm lang werden, sind im basalen Abschnitt unsegmentiert. Auf ein oder mehrere, durch vertikale Septen segmentierte Prosegmente, mit einer frontalen Nematothek, folgen 80-200 Kaulussegmente, an denen Kladien oder Corbulae inserieren. Die Kaulussegmente zeigen die genustypische Nematothekenanordnung von 3 kaulinen Nematotheken und einer Abortivhydrothek. Die Kauli sind nicht ramifiziert, Apicalstolonen wurden bisher nicht beobachtet. Die Kladien sind aus 20-30 Kormidien zusammengesetzt. Das Kladiensegment des proximalsten Kormidiums ist etwas kürzer als das der folgenden Kormidien, die Marginalzähne der Hydrothek weniger deutlich voneinander abgesetzt. An den Hydrotheken sind 9 Marginalzähne ausgebildet, von denen das am Kladiensegment anschließende Zahnpaar von den lateralen Nematotheken bei lateraler Ansicht verdeckt wird. Die Hydrothek ist langgestreckt und schmal ($B:T = 0,55-0,60$), die intrathekale Leiste nur schwach entwickelt. Die mesiale Nematothek zweigt in der halben Höhe der Hydrothek ab ($n:B = 0,85-1,00$). Der freistehende Teil ist 50-80 μm lang und im Querschnitt rinnenförmig. Die Verbindungsöffnung zwischen der mesialen Nematothek und der Hydrothek ist bei topologisch älteren Hydrotheken sekundär durch eine dünne Membran verschlossen.

Die Kormen von *A. lophocarpa* sind getrennt geschlechtlich. Pro Kormoid sind 10-15 Corbulae angelegt. Die männlichen Corbulae sind weiß. Die Nematokladien sind nur teilweise verwachsen und weisen kleine ovale Öffnungen zwischen den Nematophoren auf. Die Nematokladien der weiblichen Corbulae sind vollständig miteinander verwachsen, die Gonophoren sind lebend und im fixierten Zustand braun gefärbt. Sie setzen sich aus 8-12 Paar Corbulacostae zusammen. Freie Rippen wurden bisher nicht beobachtet.

A. lophocarpa ist frei von Zooxanthellen.

Systematik. — Allman beschrieb 1877 in derselben Arbeit *A. lophocarpa* und *A. apocarpa*, die er nach dem Verwachsungsgrad der Corbulae unter-



schied. Nach den Untersuchungen über den Sexualdimorphismus der *Aglaphenia*-Corbulae von Torrey & Martin (1906), aus denen hervorgeht, daß die weiblichen Corbulae geschlossen, die männlichen Corbulae teilweise oder völlig offen sind, vereinigte Bedot (1921a) die beiden Arten unter dem Namen *A. apocarpa*. Er stellte bei seinen Exemplaren von den Azoren den Verschuß des "Oreficiums" (die Verbindungsöffnung zwischen der mesialen Nematothek und der Hydrothek) fest, 1924 korrigierte Stechow den Artnamen, da der Name *A. lophocarpa* in Allman's Arbeit Zeilenpriorität vor *A. apocarpa* hatte. 1955 vereinigte Picard *A. lophocarpa* mit *A. elongata* mit dem Hinweis, daß die erste Art nach noch unverzweigten Kormoiden von *A. elongata* beschrieben worden sei. Junge Kormoide von *A. elongata* sind nun tatsächlich unverzweigt, haben aber niemals die Verbindungsöffnung zwischen der Hydrothek und der mesialen Nematothek verschlossen (Oreficiumsverschuß). Häufig ist diese Membran jedoch bei mediterranen Exemplaren von *A. lophocarpa* und *A. acacia* vorhanden, so daß auf ein Vorkommen von *A. lophocarpa* an der algerischen Küste geschlossen werden kann. Das Picard'sche Sammlungsmaterial ist leider unauffindbar und daher nicht überprüfbar.

Ökologie und Verbreitung. — *A. lophocarpa* wurde im Mittelmeer bisher nur im April, Juni und Juli mit reifen Corbulae gefunden. Mit Ausnahme

Abb. 16. Corbulae der Arten. a, *Aglaphenia octodonta*, Rovinj; 1, männliche Corbula mit unverwachsenen Corbulacostae, ohne freie Rippe; 2, männliche Corbula mit teilweise verwachsenen Corbulacostae, mit freier proximaler Rippe; 3, weibliche Corbula mit vollständig verwachsenen Corbulacostae, proximale Rippe teilweise frei. b, *A. picardi*; 1, männliche Corbula mit unverwachsenen Corbulacostae, Sv. Katarina; 2, weibliche Corbula mit vollständig verwachsenen Corbulacostae und proximaler freier Rippe, Rovinj; 3, weibliche Corbula mit vollständig verwachsenen Corbulacostae und teilweise freier proximaler Rippe, Rovinj. c, *A. elongata*, Banjole, männliche Corbula mit teilweise verwachsenen Corbulacostae. d, *A. acacia*, Kap Bon, Tunesien, weibliche Corbula mit terminaler freier Rippe. e, *A. lophocarpa*, Portofino, Italien, männliche Corbula mit kleinen ovalen Öffnungen zwischen den Nematotheken, ö, Öffnungen. f, *A. tubulifera*, Lundy, Bristol Channel, weibliche Corbula mit allen Übergangsstadien von rinnenförmigen zu röhrförmigen Nematotheken, mit freier, die Gipfelpartie der Corbula überragenden Nematokladien und freier proximaler Rippe. g, *A. kirchenpaueri*, Rovinj, weibliche Corbula mit freier proximaler Rippe. h, *A. tubiformis*, Rovinj; 1, juvenile männliche Corbula mit noch unverwachsenen Nematokladien; 2, männliche Corbula eines wellenexponierten, unverzweigten Kormoids, mit ovalen Öffnungen (ö) zwischen den Nematotheken; 3, weibliche Corbula eines wellenexponierten Kormoids mit vollständig verwachsenen Corbulacostae und freier proximaler Rippe; 4, männliche Corbula eines strömungsexponierten dichotom verzweigten Kormoids, mit ovalen Öffnungen zwischen den Nematotheken; 5, weibliche Corbula eines strömungsexponierten unverzweigten Kormoids mit vollständig verwachsenen Corbulacostae. i, *A. harpago*, Elba, Italien; 1, männliche Corbula mit kleinen ovalen Öffnungen zwischen den Nematotheken; 2, weibliche Corbula mit vollständig verwachsenen Corbulacostae.

der Kormen aus Ganzirri (Straße von Messina), wo extrem kurze Kormoide (30-50 mm Länge) in starker Strömung unterhalb von 30 m Tiefe wachsen, kommt diese Art in 40-60 m Tiefe auf primären Hartböden und Geröllhängen mäßig beströmter Kaps vor. Bisher liegen Funde aus der Straße von Messina, Äolische Inseln, Monte Argentario (Grosseto), Portofino (Genua), Marseille und möglicherweise aus Castiglione (Algerien) vor. Im Atlantik wurde sie bei den Azoren in 200-500 m, in der Karibik zwischen 60-2000 m Tiefe gedredgt.

***Aglaophenia tubulifera* (Hincks, 1861)**

Plumularia tubulifera Hincks, 1861: 256, Taf. 7 Fig. 1, 2.

Aglophenia tubulifera Hincks, 1868: 288, Taf. 63 Fig. 2.

nec *A. tubulifera*: Stechow, 1924: 249.

nec *A. tubulifera*: Riedl, 1959: 666.

Lokalität: Küste von Cornwall.

Holotypus: Aufbewahrungsort des Typus ist nicht bekannt.

Morphologie (Taf. 5g-i, Abb. 12:f, 13f, 15f, 16f). — Die Beschreibung von *A. tubulifera* erfolgt nach dem bisher einzigen mir bekannten Fund der Art im Mittelmeer bei der Insel Alboran (Terminfahrt der "Calypso" vom 13.9.1958, MSE 1293; 35°4,9' N, 3°14,4' W), zahlreichen Exemplaren aus der Irischen See (coll. K. Hiscock, 1969-1971) und einem Kormoid aus dem British Museum (Natural History) (coll. E. T. Browne, Plymouth 19.5.1898).

Das Basalstolon von *A. tubulifera* ist wenig verzweigt. Aus ihm sprossen im Abstand von wenigen Zentimetern bis zu 60 mm hohe monosiphone Kormoide. Der basale Teil des Kaulus ist mehrere mm lang unsegmentiert. Dem Prosegment, das durch schräge Septen segmentiert ist und eine frontale Nematothek trägt, folgen die kladien- und corbulatragenden Segmente. Die Segmente weisen die gattungstypische Nematothekenanordnung von 3 kaulinen Nematotheken und einer Abortivhydrothek auf. Der Kaulus ist nicht verzweigt, Intersegmente und Apicalstolonen werden nicht ausgebildet. Das proximalste Kormidium jedes Kladiums unterscheidet sich von den folgenden vor allem durch die stark verkürzte mesiale Nematothek und durch deren rinnenförmigen Querschnitt (Taf. 5g). Die übrigen Hydrotheken sind lang und schmal (B:T = 0,60). Der Hydrothekenrand ist mit 9 Marginalzähnen besetzt, von denen der mesiale Zahn der längste ist. Die intrathekale Falte der Hydrothek ist nur undeutlich ausgeprägt. Die mesiale Nematothek zweigt etwa in der Mitte der Hydrothek ab, der frei stehende Teil ist zwischen 120-200 µm lang. 70-100 µm vor der Mündung der Nematothek ist die frontale Wand stark verdickt, und von dieser Stelle an bis zur Mündung röhrenförmig geschlossen (Taf. 5g-i). Die Verbindungsöffnung zur Hydrothek

ist deutlich sichtbar. Die lateralen Nematotheken, die die Hydrothek deutlich überragen, weisen ebenfalls einen rohrförmigen Querschnitt auf (Taf. 5h).

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Pro Kormoid sind bis zu 12 Corbulae entwickelt. Die vorliegenden männlichen Corbulae sind, nach der geringen Größe der Gonophoren zu schließen, unreif, und ihre Nematokladien unverwachsen. Die weiblichen Corbulae zeigen am proximalen Ende bis zu 3 freie Corbulacostae, die übrigen 5-10 Paar Rippen sind vollständig miteinander verwachsen. Die Nematokladien überragen bei den meisten Exemplaren die Corbula. Die Nematotheken der Nematokladien zeigen alle Übergänge von rinnenförmigem Querschnitt zur rohrförmigen Schließung des Spaltes im Mündungsbereich. Bei den rohrförmigen Corbularnematotheken bleibt auf der von der Corbularhachis abgewandten Seite eine runde Öffnung erhalten (Abb. 16f).

A. tubulifera ist frei von Zooxanthellen.

Systematik. — Hincks beschrieb 1861 *A. tubulifera* aus Cornwall und unterschied sie von *A. pluma* durch das "becherartige" Endstück der mesialen Nematothek und die den Hydrothekenrand weit überragenden lateralen Nematotheken. 1868 ergänzte er die Erstbeschreibung durch die Entdeckung der rohrförmig geschlossenen Nematotheken, die die Art von *A. pluma* mit ihren rinnenförmigen Nematotheken trennte und die "freien Rippen" der Corbula. Nach dem letzteren Merkmal determinierte Stechow 1924 *A. tubiformis* aus dem Mittelmeer als *A. tubulifera*, wobei er das Merkmal der rohrförmigen Nematothekengestalt vernachlässigte (Bayerische Staatssammlung, München). Die von Riedl (1959) als *A. tubulifera* beschriebene Art erwies sich bei der Überprüfung der Sammlung ebenfalls als *A. tubiformis*.

Ökologie und Verbreitung. — Über die Reifezeit dieser Art im Mediterran ist nichts bekannt, das einzige, bisher vorliegende Kormoid von September 1958 war steril. Als Substrat ist "Coralligene" angegeben, Tiefe: 79-84 m. Die Art siedelt in der Irischen See bevorzugt auf der Spitze großer Felsblöcke in 20-40 m Tiefe. (Hiscock, pers. Mitt.)

Der einzige mediterrane Fund dieser Art stammt von der Insel Alboran, Südspanien. Im Atlantik ist sie von der Irischen See bis zu den Kapverdischen Inseln, nach Westen bis zu den Azoren verbreitet. Tiefenverbreitung: 10-4940 m.

Aglaophenia kirchenpaueri (Heller, 1868)

partim *Sertularia pluma* Linnaeus, 1758. (sheet 1298.12)

Plumularia kirchenpaueri Heller, 1868: 40, Taf. 2 Fig. 4.

A. kirchenpaueri: Marktanner-Turneretscher, 1890: 263, Taf. 7 Fig. 9, 22.

A. septifera Broch, 1912: 6, Fig. 8.

A. septifera: Stechow, 1919: 148.

A. kirchenpaueri: Bedot, 1921b: 336.

A. septifera: Stechow, 1924: 254.

A. kirchenpaueri: Picard, 1955: 189.

A. septifera: Riedl, 1959: 665.

Lokalität: Piran, nördliche Adria.

Typus: verschollen.

Die Heller'sche Hydrozoensammlung, die seit Heller (1868) in keiner systematischen Arbeit mehr erwähnt wurde, muß nach den bisherigen Nachforschungen als verschollen gelten (siehe Typus von *A. octodonta*). Da die Art wegen des intrathekalen Septums von allen mediterranen und atlantischen Arten leicht unterschieden werden kann, ist nach den internationalen Nomenklaturregeln (Artikel 75a) die Aufstellung eines Neotypus nicht erforderlich.

Morphologie (Taf. 5d-f, Abb. 12:g, 13g, 14c, 15g, 16g). — Die Beschreibung der Art erfolgt nach dem Material des Autors, der zoologischen Sammlungen des Bayerischen Staates, München, und des Naturhistorischen Museums, Wien.

Das Basalstolon von *A. kirchenpaueri* ist dicht verzweigt und überzieht netzartig das Substrat. Nach einem nur wenige mm langen, unsegmentierten basalen Abschnitts des Kormoids folgen 1-3 Prosegmente mit je einer frontalen Nematothek. Sie sind, wie die folgenden kladien- oder corbulatragenden Segmente, ebenfalls durch schräge Septen voneinander getrennt. Die Kaulussegmente weisen die gattungstypische Nematothekenanordnung von 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek auf. Der monosiphone Kaulus ist nur in Ausnahmefällen verzweigt, wobei die Ramifikation wahrscheinlich durch Verletzungen des Kormoids ausgelöst wird. Die Verzweigung erfolgt entweder anstelle eines abgebrochenen Kladiums, direkt an der Abortivhydrothek inserierend, oder lateral von der Abortivhydrothek, wobei das Kladium des Kaulussegments erhalten bleibt. Distal von der Proliferationsstelle wird ein Intersegment eingeschaltet, das aber die regelmäßig alternierende Reihenfolge der Kladien nicht unterbricht (Abb. 14c1,2). Der Ramus bildet nach einem kurzen, unsegmentierten basalen Teil 1-3 Prosegmente mit je einer frontalen Nematothek, an die die kladien tragenden Kaulussegmente anschließen. Die Zoidflächen des basalen Kormus und der Rami liegen in einer Ebene, meist stimmt auch die Frontal-Versal-Orientierung überein.

Große Kormoide mit 50-150 mm Höhe haben über 100 Kladien mit bis zu 40 Kormidien je Kladium. Das Kladiensegment des basalen Kormidiums ist stets verkürzt, die Hydrothekengestalt weicht meist etwas von den folgenden Hydrotheken ab. Diese sind etwas tiefer als breit (B:T = 0.8-0.9), der Rand der Hydrothek ist mit 9 Marginalzähnen besetzt. Das auf den 40-50 µm

hohen mesialen Zahn folgende Zahnpaar ist mit 60-80 μm das größte. Versad werden die Marginalzähne kleiner, das am Kladiensegment anschließende, hinterste Zahnpaar ist nur mehr 20-30 μm hoch. Die Hydrothek ist durch ein parallel zum Marginalrand liegendes Septum quergeteilt, das unterhalb der die Hydrothek und die mesiale Nematothek verbindende Öffnung ansetzt und sich bis zur Mitte der Hydrothek erstreckt (Taf. 5d). Die mesiale Nematothek zweigt oberhalb der Mitte der Hydrothek ab. Der freistehende Teil ist bis 100 μm lang und im Querschnitt rinnenförmig. Die lateralen Nematotheken, die den Marginalrand nicht überragen, haben ebenfalls ein rinnenförmiges Profil.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Ein Kormoid kann bis zu 10 Corbulae entwickeln. Die Nematokladien der männlichen Corbulae sind nicht vollständig miteinander verwachsen, sondern zeigen zwischen den Nematotheken kleine ovale Öffnungen. Dagegen sind die Nematokladien der weiblichen Corbulae vollkommen verwachsen. Häufig ist die erste Corbulacosta frei, auf sie folgen 8-10 Paar verwachsene Corbulacostae. Die Nematotheken der Corbula haben ebenfalls einen rinnenförmigen Querschnitt.

Aglaophenia kirchenpaueri ist frei von Zooxanthellen.

Systematik. — Das Typenmaterial Linnaeus' von *Sertularia pluma* (Linnean Society, London) besteht aus 6 Kormen, die auf 3 Herbarseiten aufgeklebt sind. Die Seiten 1298.11 und 1298.13 enthalten die Art, die nach der späteren Literatur zu *A. pluma* zugeordnet werden kann (siehe Systematik von *A. pluma*). Der Kormus der Herbarseite 1298.12 konnte nach dem Septum in den Hydrotheken eindeutig als *A. kirchenpaueri* bestimmt werden. Die Art, die bis heute aus England unbeschrieben war, wurde 1868 von Heller als eigene Art nach adriatischem Material erkannt und beschrieben. Als spezifische Merkmale führte er die glockenförmige Hydrothekengestalt, die lange mesiale Nematothek, den Größenunterschied zwischen den frontalen und versalen Marginalzähnen an, jedoch nicht das intrathekale Septum. Diese wesentliche Ergänzung der Beschreibung lieferte Marktanner-Turneretscher (1890). Die Bildung des Septums studierte Kühn (1909) an Exemplaren aus Neapel. Broch (1909) zog, in Unkenntnis der speziellen Bezeichnung der adriatischen Exemplare dieser Art, den Namen *A. kirchenpaueri* als Synonym von *A. pluma* (sensu Heller) ein und ersetzte ihn durch den Namen *A. septifera*. Unter diesem Namen beschrieb Stechow (1919, 1924) die ersten tieferen Funde dieser Art aus dem Mittelmeer (Monaco: 30 m, Nisida (Neapel): 25 m). Bedot (1921b) erklärte die Namensänderung durch Broch als ungerechtfertigt und führte den alten Namen *A. kirchenpaueri* wieder ein, der in der Folge von den französischen Autoren verwendet wurde. Unter diesem Namen veröffentlichte Picard (1955) seine Funde aus Castiglione

(Algerien) aus 25-40 m Tiefe. Riedl (1959) beschrieb, der Nomenklatur Stechow's folgend, die Art unter dem Namen *A. septifera* in einer ökologischen Studie der Hydroiden der Küste von Sorrent (Neapel).

Ökologie und Verbreitung. — *A. kirchenpaueri* ist in der Adria und im Tyrrhenischen Meer eine sommer- bis herbstreife Art. Die Corbulae sind zwischen Juni und November zu finden. Die Kormen kommen in schattiger Lage an stark wellenexponierten Küsten zwischen 1-15 m Tiefe vor, in gut beströmten Gebieten findet sie sich gemeinsam mit *A. picardi* bis 90 m Tiefe (Straße von Messina). Ebendort, bei Scilla und in Calahonda, Südspanien, (bei Almería), kommen im wellenexponierten seichten Litoral nur 30 mm hohe Kormoide vor, in 20-30 m Tiefe entlang dem gut beströmten Küstensockel jedoch Exemplare mit bis zu 200 mm Länge und 50 mm Breite. Die Art siedelt auf allen harten Substraten wie Fels, Corallinaceen, Gorgonien, aber auch auf Cystoseiren.

Mit Ausnahme des östlichen Mittelmeeres, von wo noch keine Funde gemeldet wurden, kommt sie im gesamten mediterran-lusitanischen Raum vor. Die nördlichsten Funde stammen von der Insel Lundy (coll. K. Hiscock). Zahlreiche Kormen aus Plymouth (coll. E. T. Browne) finden sich in den Sammlungen des Laboratoriums Plymouth und im British Museum (Natural History), London. Die südlichsten Funde sind von den Kap Verdischen Inseln gemeldet.

Aglaophenia tubiformis Markanner-Turneretscher, 1890

partim *Plumularia pluma*, Varietas *dichotoma* Sars, 1857: 163, 164.

P. cristata: Heller, 1868: 39, Taf. 2 Fig. 1.

Aglaophenia pluma: Graeffe, 1884: 23.

A. pluma: Marktanner-Turneretscher, 1890: 262, Taf. 7 Fig. 1, 2, 18.

A. tubiformis + Varietät Marktanner-Turneretscher, 1890: 269, 270, Taf. 7 Fig. 4, 5, 6, 17.

A. tubiformis: Schneider, 1897: 487.

nec *A. pluma*: Schneider, 1897: 487.

A. pluma: Pausinger, 1900: 4.

partim *A. pluma*: Broch, 1912: 32, Fig. 9.

A. elongata: Broch, 1912: 34, Fig. 10.

nec *A. pluma*: Müller-Calé & Krüger, 1913a: 42.

nec *A. pluma*: Müller, 1914: 346.

A. pluma, nec *A. dichotoma*: Stechow, 1919: 144.

A. nanella: Stechow, 1919: 147.

A. pluma + var. *dichotoma*: Neppi, 1920: 10, 11, Taf. 1 Fig. 7-9.

A. tubiformis: Neppi, 1920: 11.

A. pluma + var. *dichotoma*: Neppi, 1922: 82, Fig. 1.

A. tubiformis: Neppi, 1922: 82.

nec *A. pluma*: Stechow, 1924: 284.

A. tubulifera: Stechow, 1924: 249.

A. pluma Forma *typica*: Broch, 1933: 44, Nr. 2 (Hafen Split).

nec *A. pluma* Forma *helleri*: Broch, 1933: 50, Nr. 1 (Poljud).

nec *A. pluma* Forma *gracillima*: Broch, 1933: 52, Nr. 3 (Čiovo), Fig. 18d.

A. dichotoma Forma *typica* Broch, 1933: 54, Nr. 1 (Dujmovaca), Fig. 18b.

A. dichotoma Forma *gracilis* Broch, 1933: 55 (Split, Poljud).

A. elongata: Broch, 1933: 56, Nr. 5 (vor Prizidniće, Čiovo).

A. dichotoma: Picard, 1955: 190.

nec *A. pluma* forma *typica*: Riedl, 1959: 660.

Holotypus: Marktanner-Turneretscher hat aus seinem Material aus Rijeka (coll. Lorenz-Liburnau, Inv. Nr. 6022) und Losinj (coll. Marenzeller, Inv. Nr. 6025) keinen Holotypus festgelegt. Aus diesem Grund wurde vom Autor ein Lectotypus ausgewählt.

Lectotypus: Der Lectotypus besteht aus einem 7-fach dichotom gegabelten, sterilen Kormoid, das an 4 Kaulusenden Apicalstolon aufweist. Er ist gemeinsam mit einem Kladienpräparat unter der Inv. Nr. 13.221 im Naturhistorischen Museum Wien hinterlegt. Die Paratypen, die aus 7 Kormoidbruchstücken mit unterschiedlicher Zahl an dichotomen Gabelstellen bestehen, sind unter der Inv. Nr. 6022 zu finden. Das Material aus Rijeka (Nr. 6022) wurde deshalb den Exemplaren aus Losinj (Inv. Nr. 6025) vorgezogen, weil Marktanner-Turneretscher (1890) eine Hydrothek der Kormoide aus Rijeka abbildete.

Der Lectotypus und die Paralectotypen wurden von Lorenz-Liburnau in Rijeka (Fiume), Nordadria, gesammelt. Der genaue Fundort, das Datum und die Fundtiefe sind nicht vermerkt.

Maße des Lectotypus (Abb. 12:h1, 15h1). — Länge des Kormoids, 100 mm.

Kormidienmaße (Kladienpräparat mit 11 Kormidien, ohne basales Kormidium, $\bar{x} \pm \sigma$): Breite der Hydrothek (B), $173 \pm 10 \mu\text{m}$; Tiefe der Hydrothek (T), $337 \pm 10 \mu\text{m}$; Länge des Kladiensegments (I), $431 \pm 22 \mu\text{m}$; Abstand des Ansatzes der mesialen Nematothek zum Marginalrand (n), $143 \pm 12 \mu\text{m}$.

Morphologie (Taf. 5a,b, 6, 8, 9a1, 2, Abb. 12:h, 13h, 14d, 15h, 16h). — Die Beschreibung der Art bezieht sich nicht nur auf den Lectotypus, sondern auf das gesamte Typenmaterial Marktanner's, einschließlich der unverzweigten Varietät.

Das Basalstolon von *A. tubiformis* ist auf flächigen Substraten netzartig dicht verzweigt, folgt aber mit langen Sproßachsen dem Verlauf der Verzweigungen langgestreckter Algen. Die monosiphonen Kormoide entspringen dem Basalstolon in unregelmäßigen Abständen. Auf ein nur wenige mm langes unsegmentiertes Basalstück des Kaulus folgt ein Prosegment mit einer frontalen Nematothek, welches durch schräge Septen segmentiert ist. Auf das Prosegment folgen bei kleinen Kormoiden 20, bei großen Kormoiden 80 und bei dichotom verzweigten Exemplaren mehrere 1000 Segmente. Die Kaulussegmente weisen die gattungstypische Nematothekenanordnung von

3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek auf. Der Kaulus ist unverzweigt oder dichotom gegabelt. Die Verzweigungsstelle besteht aus einem einzigen Kaulussegment, das sich distal von der Abgangsstelle des Kladiums in zwei gleich starke Äste gabelt und die gattungstypische Nematothekenanordnung zeigt. Gelegentlich zweigt jedoch an der Versalseite dieses Segments ein zweites Kladium ab, dessen Abortivhydrothek von 2 lateralen Nematotheken begleitet wird. Die dichotome Verzweigung findet meist mehrmals hintereinander am Kaulus statt und führt zu komplexen Kormoiden 4. Ordnung. Gelegentlich entstehen an den Kaulusenden Apicalstolonen. Die Kladien bestehen aus bis zu 15 Kormoiden. Das basale Kormidium jedes Kladiums hat ein etwas verkürztes Kladiensegment, meist ist die Hydrothek etwas seichter als die der folgenden Hydrotheken. Die Hydrothekenform ist von einem Kormus zum anderen außerordentlich variabel (Abb. 9a-10c). Der Rand der Hydrothek ist von 9 etwa gleich großen Marginalzähnen bestanden. Die intrathekale Leiste ist nur im versalen Teil der Hydrothek ausgebildet (Taf. 6) und verläuft nach der Frontalseite. Die mesiale Nematothek zweigt zwischen der Mitte und dem oberen Drittel der Hydrothek von dieser ab. Der frei abstehende Teil ist zwischen 30-100 μm lang und hat einen rinnenförmigen Querschnitt. Die Verbindungsöffnung zwischen der Hydrothek und der mesialen Nematothek ist deutlich sichtbar. Die lateralen Nematotheken schließen meist mit den Marginalzähnen ab, ragen jedoch gelegentlich etwas darüber hinaus.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich (Ausnahme bei Faure, 1960). Die männlichen Corbulae weisen schlitzförmige Öffnungen zwischen den Nematotheken der Corbulacostae auf. Die Nematokladien der weiblichen Corbulae jedoch sind vollständig miteinander verwachsen. Die erste Corbulacosta ist häufig unverwachsen und steht als "freie Rippe" von der Corbula ab, auf sie folgen, proportional zur Größe des Kormoids, 4-8 Paar verwachsene Corbulacostae. Die Corbulanematotheken haben ebenfalls einen rinnenförmigen Querschnitt.

Alle entodermalen Gewebe von *A. tubiformis* enthalten intrazellulär symbiontische Algen, *Gymnodium microadriaticum* (Freudenthal), die dem lebenden Kormus die typische braune Farbe verleihen (Taf. 8, 9a1,2).

Systematik. — Der erste sichere Fund von mediterraner *A. tubiformis* wurde von Sars (1857) aus Messina als *Plumularia pluma* sowie deren "Varietät dichotoma" bestimmt (Museum Oslo, Coll. Nr. F 1171). Sein Material aus Neapel (F 1170) setzt sich jedoch aus den auf Algen (Corallina) und Balaniden wachsenden *A. picardi* und *A. octodonta* zusammen, die Art von den *Posidonia*-Blättern (*Caulinia*) jedoch ist wahrscheinlich *A. harpago*, es liegt jedoch kein Material mehr davon vor. Kirchenpauer machte 1872 aus

der Varietät *dichotoma* eine eigene Art, nämlich *A. dichotoma*. Heller unterschied 1868 die Arten *A. pluma* und *A. octodonta*. Nach der "gelblichen Färbung" der Kormoide der ersteren Art ist die Identität von *A. pluma* mit der zooxanthellenhaltigen *A. tubiformis* wahrscheinlich. Die ersten Angaben über die Reifezeit finden sich bei Graeffe (1884) für den Golf von Triest, er fand zwischen Mai und August reife Corbulae. Marktanner-Turneretscher (1890) beschrieb aus Rijeka und von der Insel Losinj eine dichotom verzweigte *Aglaophenia* als neue Art *A. tubiformis*, nebst einer unverzweigten "Varietät" aus Rovinj, ohne zu wissen, daß die Seichtwassermodifikation, die er *A. pluma* (L.) nannte, zur selben Art gehörte. Da es zwischen der mediterranen und der britischen Linnaeus'schen Art spezifische Unterschiede bezüglich der Zooxanthellen gibt und das Typenmaterial von *A. pluma* (Linnean Society London, Herbarium sheets 1298.11 und 1298.13) eindeutig keine Zooxanthellen besitzt, wird für die mediterrane Art der Name *A. tubiformis* Marktanner-Turneretscher wieder eingeführt und alle bisher als *A. pluma* geführten mediterranen zooxanthellenhaltigen Exemplare für synonym mit *A. tubiformis* erklärt. Die atlantische, zooxanthellenfreie Spezies behält den Namen *A. pluma* (Linnaeus). Schneider's (1897) *A. tubiformis* ist wegen der dichotomen Verzweigung mit Sicherheit zu dieser Art zu rechnen, während seine *A. pluma* nach der Beschreibung der mesialen Nematothek eher *A. octodonta* zuzuordnen wäre. Schneider's Material, das ursprünglich in Rovinj aufbewahrt war, ist in der aus Rovinj nach Chioggia (Venedig) verlegten Sammlung nicht aufzufinden (Marcuzzi, 1972), so daß seine Funde nicht überprüft werden können. Pausinger (1900) entdeckte als erster Autor die Zooxanthellen der Art. 1912 beschrieb Broch, nach den Abbildungen der Hydrotheken zu schließen, *A. octodonta* als *A. pluma*, ordnete ihr jedoch einen dichotom verzweigten Kaulus zu. In derselben Arbeit führte er noch eine zweite dichotome Art an, die er zu *A. elongata* rechnete. Nach der Abbildung und dem genauen Fundort in Rovinj läßt sich schließen, daß er die dichotome *A. tubiformis* mit *A. elongata* verwechselte. 1913 (a, b) wurden von Müller-Calé & Krüger die Kormoide von *A. pluma* aus Neapel als zooxanthellenfrei beschrieben, 1914 von H. Müller jedoch als zooxanthellenhaltig. Offensichtlich liegt in der ersten Arbeit eine Verwechslung mit *A. octodonta* vor. Die von Stechow (1919) aus Südfrankreich beschriebenen Arten *A. pluma* und *A. nanella* haben sich nach dem Substrat und der Überprüfung des Typenmaterials als *A. tubiformis* identifizieren lassen. Neppi (1920, 1922) stellte die Synonymie von *A. pluma* und *A. pluma* var. *dichotoma* aus Neapel fest, führte aber *A. tubiformis* als eigene Art. Nach den Substratangaben (*Sargassum*) und der braunen Färbung der Kormoide sind jedoch alle drei Formen als *A. tubiformis* identifizierbar. 1924 beschrieb

Stechow *A. pluma* aus Neapel, die er auf *Posidonia* gefunden hatte. Nach der Beschreibung des Substrats und der großen Abstände der Kladien ließ sich die Art als *A. harpago* identifizieren, was sich bei der Überprüfung von Stechow's Sammlung (Bayerische Staatssammlung, München) bestätigte. In derselben Arbeit gab er den ersten Fund von *A. tubulifera* aus dem Mittelmeer bekannt, die er nach der freien Rippe der Corbulae determinierte. Alle 4 Proben dieser Art (2 davon stammten von Bedot's Material, Nr. 170, 237) erwiesen sich als *A. tubiformis* mit Zooxanthellen und zeigten nicht die für *A. tubulifera* Hincks charakteristischen röhrenförmigen freien Nematothekenden. In einer biometrischen Arbeit über adriatische thekate Hydrozoen (Split) bearbeitete Broch (1933) auch die Aglaophenien. Die unverzweigten Kormoide rechnete er alle zu *A. pluma*, die dichotomen Exemplare zu *A. dichotoma*. Die Überprüfung des Materials (Zoologisk Museum, Universität Oslo) bestätigte die nach den Substratbeziehungen zu erwartenden Fehlbestimmungen. So erwies sich *A. pluma typica* (Coll. Nr. B91) als *A. tubiformis*, Forma *helleri* (B80) als *A. octodonta* und Forma *gracillima* (B78) als *A. harpago*, beide Formen von *A. dichotoma* (B83, B90) als *A. tubiformis* und *A. elongata* (B87) ebenfalls als *A. tubiformis*. Picard beschrieb *A. dichotoma* und *A. pluma* (L.) 1758? (Fragezeichen nach Picard) aus Castiglione, Algerien. Sowohl *A. pluma* wie *A. tubiformis* können hier, ebenso wie in Südspanien, nebeneinander vorkommen. Die Unauffindbarkeit des Sammlungsmaterials läßt hier die Entscheidung offen. Picard's *A. pluma* jedoch läßt sich nach ihrem Substrat (*Posidonia*-Blätter!) und den rechtwinklig inserierenden Kladien als *A. harpago* bestimmen. Riedl's *A. pluma* forma *typica* aus dem Golf von Sorrento ließ sich nach dem Höhlenstandort als *A. picardi* identifizieren, was sich auch bei der Nachprüfung der Expeditionssammlung bestätigte.

Ökologie und Verbreitung. — *A. tubiformis* ist in der Nordadria von Februar bis Oktober mit Corbulae anzutreffen. Die größte Zahl von Corbulae findet sich aber zwischen den Monaten März bis Mai. Sie siedelt in der Adria substratspezifisch auf Sargassaceen (*Cystoseira* und *Sargassum* spp.) und sehr selten auf Felsboden oder anderen Algen. Im Ligurischen und Tyrrhenischen Meer ist sie jedoch fast ausschließlich auf Felssubstrat zu finden. In der Nordadria ist sie vom Ebbeniveau bis etwa 20 m Tiefe verbreitet, in den klaren Küstengewässern der Ägäis jedoch bis 40 m. Die wellenexponierten Exemplare der Nordadria sind stets unverzweigt, die strömungsexponierten Exemplare verzweigen sich in der Adria zwischen Februar und Mai, im Ligurischen Meer zwischen April und Juni dichotom. Ab dem Sommer werden die dichotomen Exemplare wieder abgebaut, aus denselben Basaltolonen wachsen dann unverzweigte Kormoide. An Stellen des Mittelmeeres,

wo die Oberflächenwassererwärmung verspätet einsetzt oder durch kühle Strömungen verhindert wird, sind jedoch auch in späterer Jahreszeit dichotome Exemplare zu finden. In Ganzirri (Messina) waren im Oktober noch dichotome Kormoide in 30 m Tiefe (17°C) zu finden und in Scilla (ebenfalls in der Strasse von Messina) waren Mitte Juli in 5 m Tiefe die Kormen bei 18°C eben gerade bei der Regeneration von unverzweigten, die absterbenden dichotomen Kormoide ersetzenden Kormoide beobachtet worden.

A. tubiformis und ihre dichotome Modifikation kommt im gesamten Mittelmeer vor. Sie ist von der israelischen Küste (Picard, 1955) über die gesamte Adria, das Tyrrhenische und Ligurische Meer, über die französische und spanische Küste sowie über die algerische Küste (Picard, 1955) bis Tanger (Hydroidenkollektion J. Štirn, Portorož) verbreitet. In Tanger, der algerischen und südspanischen Küste kommt sie neben *A. pluma* vor, ebenso entlang der Atlantikküsten von Portugal, Spanien bis in die Bretagne (Roscoff). Ein dichotomes Exemplar (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Coll. Nr. Coel. 7345) ist das bisher einzige im Atlantik (Algarveküste, Portugal) gefundene dichotome Exemplar dieser Art. Die dichotome Art der Bretagne (Sammlung Castric-Fey, Glenan), aus England (British Museum, Natural History, London) und die südafrikanischen Exemplare in der Sammlung der Universität Kapstadt (Millard, in lit.) sind frei von Zooxanthellen und zu *A. pluma* zu rechnen.

Aglaophenia harpago Von Schenck

- A. sp.* Nutting, 1895: 969.
A. helleri: Müller-Calé & Krüger, 1913a: 42.
A. helleri: Müller-Calé & Krüger, 1913b: 51.
A. helleri: Müller, 1913: 111, Fig. 7, 8.
A. helleri: Müller, 1914: 346.
A. helleri: Neppi, 1917: 55.
A. helleri: Neppi, 1920: 24.
A. adriatica: Stechow, 1919: 143.
partim *A. pluma* forma *gracillima* Broch, 1933: 52, Fig. 18d, 18e.
A. pluma: Picard, 1951: 223.
A. pluma (?): Picard, 1955: 191.
A. nanella: Parenzan, 1956: 628, Fig. 2.
A. sp. Von Schenck, 1962: 117, Fig. 1-4.
A. harpago Von Schenck, 1965: 211.
A. harpago: Von Schenck, 1966: 951, Fig. 20, 34e.

Lokalität: Posidoniawiese, Capo Posilippo (Neapel).

Holotypus: Der Holotypus wurde am 14.4.1965 von Von Schenck auf dem Capo Posilippo (Neapel) in 15 m Tiefe gesammelt und an der Stazione Zoologica di Napoli deponiert.

Morphologie (Taf. 3b, c, 9b1-4, Abb. 12:i, 13i, 15i, 16i, 17). — Die Be-

schreibung der Art wurde nicht nur nach dem Holotypus vorgenommen, sondern auch durch zahlreiches Material des Autors aus der Adria und dem Tyrrhenischen Meer ergänzt.

Das Basalstolon von *A. harpago* ist langgestreckt und wenig verzweigt. Es folgt dem Verlauf der Blätter von *Posidonia oceanica* und *Cymodocea nodosum* (den einzigen Substraten, auf denen diese Art vorkommt). Aus dem bis zu 0,5 m langen Basalstolon sprossen im Abstand von ca. 5 mm bis zu 100 monosiphone Kormoide. Auf einen, durch horizontale Septen mehrfach unterteilten, basalen Abschnitt des Kaulus folgen 1-2 Prosegmente, deren schräge Segmentgrenzen besonders tief eingeschnürt sind. An diesen Schnürstellen ist das Kormoid wie in einem Gelenk bis zu 180° drehbar. Auf das Prosegment folgen die kladien- oder corbulatragenden Segmente mit der gattungstypischen Nematothekenanordnung. Im distalen Teil des Kaulus sind zwischen die normalen Kaulussegmente Intersegmente eingeschoben, die die normale alternierende Reihenfolge der Kladien (und Corbulae) nicht unterbrechen. Bei großen Kormoiden können bis zu 3 Intersegmente hintereinander auftreten (Abb. 17), die alle eine frontale Nematothek aufweisen. Der Kaulus, der arttypisch stark versad gekrümmt ist, ist bei zahlreichen (aber nicht allen) Exemplaren über die letzten, kladien tragenden Segmente hinaus durch ein segmentiertes Apicalstolon verlängert. Dieses trägt mit Ausnahme des letzten Segments, das versad zu einem Haken ("Apicalhaken") (Abb. 17) gebogen ist, auf der Frontalseite je eine Nematothek. Die Kladien bestehen aus maximal 3-5 Kormidien, der Winkel zwischen dem Kaulus und den Kladien (Aufrißwinkel) beträgt etwa 90°. Das basale Kormidium jedes Kladiums hat ein verkürztes Kladiensegment, die Hydrothek ist seichter als die der folgenden Kormidien. Die übrigen Hydrotheken sind etwa doppelt so tief wie breit (Rovinj B:T = 0,55, Neapel B:T = 0,65), der Rand ist mit 9 Marginalzähnen besetzt. Die adriatischen Exemplare entwickeln keine intrathekale Leiste innerhalb der Hydrothek, bei den tyrrhenischen Exemplaren ist sie dagegen stark entwickelt. Die mesiale Nematothek zweigt bei den adriatischen Kormoiden etwa in der Mitte der Hydrothek ab, bei den tyrrhenischen Exemplaren im oberen Drittel der Hydrothek (Rovinj n:B = 1,00, Neapel n:B = ca. 0,44). Die mesiale Nematothek steht 50-80 µm von der Hydrothek ab und ist im Querschnitt rinnenförmig. Die Verbindungsöffnung zur Hydrothek ist deutlich sichtbar. Die lateralen Nematotheken erreichen die Höhe des Hydrothekenrandes, ihr Profil ist ebenfalls rinnenförmig.

Die Kormen sind getrennt geschlechtlich. Die Kormoide entwickeln meist 1-2 Corbulae. Bei den männlichen Corbulae bleiben zwischen den Nematotheken der Nematokladien kleine ovale Spalten offen, die Nematokladien der

weiblichen Corbulae sind vollständig verwachsen. Die Corbulae bestehen aus nur 4-6 Paar Corbulacostae. Die Nematotheken haben einen rinnenförmigen Querschnitt. Alle entodermalen Gewebe von *A. harpago* besitzen intrazelluläre Zooxanthellen der Art *Gymnodinium microadriaticum* (Freudenthal).

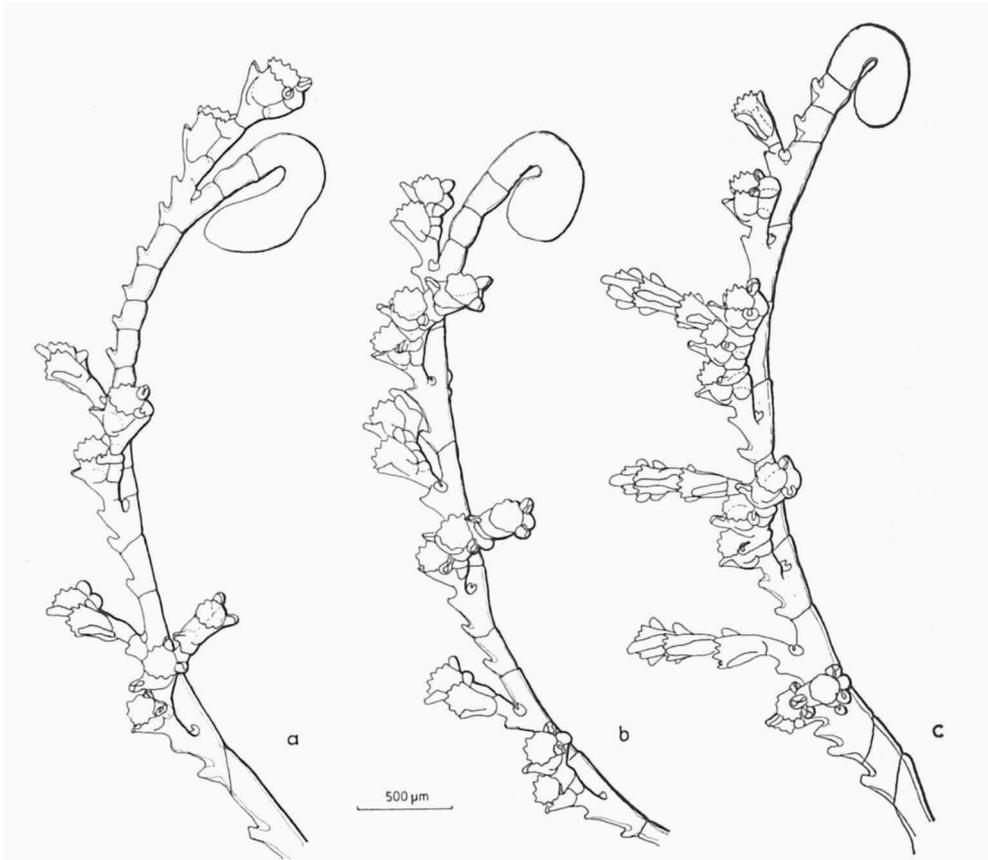


Abb. 17. *Aglaophenia harpago*, Kormoide mit Apicalhaken. a, distaler Teil eines Kormoids, grösstes Exemplar der Kormus, Zlarin, Jugoslawien; b, kleineres Kormoid aus demselben Kormus wie a, mit geringer Zahl von Intersegmenten. c, Kormoid aus Elba, Italien.

Systematik. — Die systematische Stellung von *A. harpago* ist ausführlich bei Von Schenck (1965) diskutiert, so daß hier nur einige Ergänzungen, vor allem das adriatische Material betreffend, hinzugefügt werden.

1900 beschrieb Nutting erstmals die Zooxanthellen der Art (Pausinger entdeckte sie im selben Jahr bei *A. tubiformis*). 1913a, b wurden sie von Müller-Calé & Krüger neuerlich beschrieben. 1919 veröffentlichte Stechow

einige Funde dieser Art unter dem Namen *A. adriatica* aus Genua und Monaco, die sich bei der Überprüfung von Stechow's Sammlung als *A. harpago* identifizieren ließen. Nach der Beschreibung von Broch (1933) läßt sich *A. pluma* forma *gracillima* (sie müßte nach Stechow (1919) p. 150 forma *tenuinoda* heißen) aus der Substratangabe (*Posidonia*) und den "Schizosporen" der "tabakpfeifenähnlich umgebogenen Gipfelpartie des Kaulus" als *A. harpago* identifizieren. Ein Teil der Kormoide für seine biometrische Untersuchung stammt von *Sargassum* (Probe 2,4) und ist deshalb wahrscheinlich mit *A. tubiformis* identisch. 1955 fand Picard die Art auf *Posidonia* in Castiglione (Algerien). Nach der genauen Beschreibung des Aufrißwinkels und dem Substrat ist Picard's Art "*A. pluma*?" mit Sicherheit als *A. harpago* zu erkennen.

Ökologie und Verbreitung. — *A. harpago* ist in der Adria und im westlichen Mittelmeer eine frühjahrsreife Art, an der ab Juli keine Corbulae mehr an den Kormoiden zu finden sind. Sie siedelt ausschließlich auf *Cymodocea nodosa* und *Posidonia oceanica* Blättern, an deren Blattdicke sie in der lichten Weite des Apicalstolonhakens (zur vegetativen Propagation, Von Schenck, 1962) spezifisch angepaßt ist. Die Tiefenverbreitung erstreckt sich in der Nordadria von 3-25 m, im klaren ligurischen Küstenwasser (Elba) bis 40 m Tiefe.

A. harpago wurde bisher in der Nord- und Mitteladria, Sizilien, im Tyrhenischen und Ligurischen Meer, an der Côte d'Azur und der algerischen Küste gefunden. Aus dem östlichen Mittelmeer und aus dem Atlantik ist sie bisher nicht gemeldet worden.

Aglaophenia pluma (Linnaeus, 1758)

Sertularia pluma Linnaeus, 1758: 811 (sheets 1298.11 und 1298.13).

nec *Sertularia pluma* Linnaeus, 1758: 811, sheet 1298.12.

partim *Plumularia cristata*: Johnston, 1838: 143, Taf. 19 Fig. 1-3, Taf. 20 Fig. 1.

partim *Plumularia cristata*: Johnston, 1847: 92, Taf. 23 Fig. 1-3.

Plumularia cristata: Hincks, 1861: 255, 256.

partim *Aglaophenia pluma*: Hincks, 1868: 286, 308, Fig. 37, Taf. 63 Fig. 1.

partim *Aglaophenia dichotoma*: Kirchenpauer, 1872: 30, Taf. 1 Fig. 7, Taf. 2 Fig. 7, Taf. 3 Fig. 7.

Aglaophenia dichotoma: Broch, 1912: 6, Fig. 6.

A. dichotoma: Stechow, 1919: 144.

partim *A. pluma*: Vervoort, 1946: 190, Fig. 80, 81.

Lokalität: Der Fundort, das Datum und der Sammler des Lectotypus und der Paralectotypen sind nicht vermerkt. Möglicherweise stammt das Material von Ellis aus Dublin, doch fanden sich keine Hinweise in Linnaeus' Briefwechsel (P. F. S. Cornelius, in lit.).

Holotypus: Linnaeus hat aus seinem *Aglaophenia*-Material (Linnean

Society, London, Herbarium sheets 1298.11, 1298.12, 1298.13) keinen Holotypus festgelegt. Aus diesem Grund wurde vom Autor ein Lectotypus ausgewählt.

Lectotypus: Der Lectotypus besteht aus einem Kladienpräparat des dichotom gegabelten, sterilen Kormus, inventarisiert unter der Nummer 1298.13. Die 4 fertilen, unverzweigten Kormen auf der Herbarseite 1298.11 sind Paratypen.

Maße des Lectotypus (Abb. 15j). — Kormidienmaße (Durchschnitt von 4 Kormidien): Breite der Hydrothek (B), 160 μm ; Tiefe der Hydrothek (T), 240 μm ; Länge des Kladiensegmentes (I), 250 μm ; Abstand des Ansatzes der mesialen Nematothek zum Marginalrand (n), 70 μm .

Morphologie (Abb. 15j). — Wegen des großen historischen Wertes des Typusmaterials mußte auf eine detaillierte Präparation, mit Ausnahme einiger Kladien, verzichtet werden. Aus diesem Grund und wegen der mangelhaften Konservierung bezieht sich die Beschreibung der Art zusätzlich auf Fundstücke aus Südengland, Südirland, der Bretagne und Südspanien.

Das Basalstolon von *A. pluma* ist auf flächigen Substraten netzartig dicht verzweigt, folgt aber mit langen Sproßachsen dem Verlauf der Verzweigungen langgestreckter Algen (*Halydris siliquosa*). Die monosiphonen Kormoide entspringen dem Basalstolon in unregelmäßigen Abständen. Auf ein nur wenige mm langes unsegmentiertes Basalstück des Kaulus folgen 1-3 Prosegmente mit einer frontalen Nematothek, die durch schräge Septen segmentiert sind. Auf die Prosegmente folgen 30 bis 50 und bei dichotom verzweigten Exemplaren mehrere 1000 Segmente. Die Kaulussegmente weisen die gattungstypische Nematothekenanordnung von 3 kaulinen Nematotheken und der Abortivhydrothek auf. Der Kaulus ist unverzweigt oder dichotom gegabelt. Die Verzweigungsstelle besteht aus einem einzigen Kaulussegment, das sich distal von der Abgangsstelle des Kladiums in zwei gleich starke Äste gabelt und das die für ein normales Segment gattungstypische Nematothekenanordnung und Nematothekenanzahl aufweist. Selten zweigt jedoch an der Versalseite dieses Segmentes ein zweites Kladium ab, dessen Abortivhydrothek ebenfalls von 2 lateralen Nematotheken begleitet wird. Die dichotome Gabelung findet meist mehrmals hintereinander am Kaulus statt und führt zu komplexen 4. und höherer Ordnung. Apicalstolonen und unregelmäßige Verzweigungen sind bei dieser Art noch nicht gefunden worden. Die Kladien bestehen aus bis zu 9 Kormidien. Das basale Kormidium jedes Kladiums hat ein etwas verkürztes Kladiensegment, meist ist die Hydrothek etwas seichter als bei den folgenden Hydrotheken. Die Hydrothekenform ist von einem Kormus zum anderen lokal ähnlich, über das gesamte Verbreitungsgebiet jedoch sehr variabel (Abb. 14j). Der Rand der Hydrothek ist

von 9 meist unterschiedlich großen Zähnen bestanden. Die intrathekale Leiste verläuft von der Versalseite der Hydrothek zur Frontalseite. Die mesiale Nematothek zweigt zwischen der Mitte und dem oberen Drittel der Hydrothek von dieser ab. Der frei abstehende Teil ist zwischen 50-120 μm lang und hat einen rinnenförmigen Querschnitt. Die Verbindungsöffnung zwischen der Hydrothek und der mesialen Nematothek ist deutlich sichtbar. Die lateralen Nematotheken schließen meist an die hintersten Marginalzähne an, verdecken jedoch gelegentlich dieselben. Die Kormen sind getrenntgeschlechtlich. Die männlichen Corbulae weisen schlitzförmige Öffnungen zwischen den Nematotheken der Corbulacostae auf. Die Nematokladien der reifen weiblichen Corbulae jedoch sind vollständig miteinander verwachsen. Freie Rippen wurden bisher nicht gefunden. Die Corbulae bestehen meist aus 5-8 Paar Corbulacostae, deren Nematotheken rinnenförmigen Querschnitt aufweisen, frei Corbulacostae sind bisher nicht bekannt geworden.

Im Gegensatz zu *A. tubiformis* sind die Gewebe von *A. pluma* frei von symbiontischen Zooxanthellen. Die braune Färbung des Kaulus beruht auf Pigmenten des Periderms, die Kladien und Corbulae sind transparent bis weiß. Die Morphologie der Hydrotheken, Corbulae und die der dichotomen Verzweigung unterscheidet sich nicht von der Morphologie von *A. tubiformis*.

Systematik. — Die Beschreibung von *A. pluma* bei Linnaeus bezieht sich auf Ellis' *Corallina pennata* (Nr. 12) und deren Abbildung b, B, Tafel VII. Mangels Daten ist es nicht sicher, ob das Typenmaterial von Linnaeus schon 1758 vorlag. Soweit Ellis sich auf britisches Material bezieht, ist die Übereinstimmung mit dem Lectotyp sehr wahrscheinlich. Der Hinweis auf Imperato's *Pennaria marina* (1599) bezieht sich jedoch auf eine zentralmediterrane Art, wahrscheinlich auf *A. octodonta* oder *A. tubiformis* aus Neapel. Linnaeus' Beschreibung von *A. pluma* enthält keine artspezifischen Merkmale dieser Art, wodurch eine Festlegung derselben über das Typenmaterial erfolgen muß. Eine Überprüfung des Typenmaterials ergab, daß dieses aus 2 leicht unterscheidbaren Arten besteht. Mit Rücksicht auf die heute übliche Benennung der Arten müssen die Exemplare der Herbarseiten 1298.11 und 1298.13 zu *A. pluma*, die der Herbarseite 1298.12 jedoch zu *A. kirchenpaueri* gerechnet werden. Letztere Art ist interessanterweise von der britischen Küste noch nicht beschrieben worden, obwohl im British Museum (Natural History), London und in der Sammlung des Laboratoriums Plymouth zahlreiche Fundstücke, hauptsächlich aus Plymouth stammend, hinterlegt sind. Johnston's *Plumularia cristata* (1838) ist, soweit es sich um britisches und irisches Material handelt (Abb. 1, Tafel 20), mit *A. pluma* identisch. 1847 fügte der Autor der ursprünglichen Beschreibung noch die Abbildung einer Varietät bei, die nach der Zeichnung und der Beschreibung der Hydrothek

und *Corbula* und nach Angabe der Fundtiefe (Insel Mull, 30 Faden) als *A. tubulifera* identifiziert werden konnte. Die in der Synonymieliste angegebenen Funde von der europäischen Atlantikküste und der Mittelmeerküste könnten sich teilweise auf *A. tubiformis* und andere Arten beziehen, sind aber mangels konservierter Exemplare heute nicht mehr überprüfbar. Hinck's Beschreibung von *Plumularia cristata* von 1861 bezieht sich auf britisches Material, 1868 fügte er der Beschreibung von *A. pluma* jedoch Referenzen über mediterrane Fundstücke bei, die er wahrscheinlich Sars (1857) entnommen hatte. Die epibiontische Art auf "*Caulina oceanica*" (= *Posidonia o.*) ist *A. harpago*, *A. pluma* und deren Varietät β aber *A. tubiformis* (siehe Systematik von *A. tubiformis*). Kirchenpauer erhob 1872 Johnston's dichotome Varietät von "*Plumularia cristata*" zur eigenen Art *A. dichotoma*. Soweit sich die Beschreibung auf südafrikanische Fundstücke und auf Johnston's Beschreibung bezieht, sind sie mit *A. pluma* identisch, das dichotome Material von Sars aus Messina besteht jedoch aus *A. tubiformis* Exemplaren. Zahlreiche atlantische Funde dichotom gegabelter *Aglaophenia*-Exemplare sind zu *A. pluma* zu rechnen, wie die südafrikanischen Exemplare aus Kapstadt (N. A. H. Millard, in lit.), die frei von Zooxanthellen sind und alle Exemplare aus größeren Tiefen, wo die zooxanthellenhaltige *A. tubiformis* aus Lichtmangel nicht lebensfähig ist (z.B. Broch, 1912, aus 39 m Tiefe, Kap Bojadur). Die Überprüfung der Sammlung des Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, ergab, daß die an der niederländischen Küste angespülten Exemplare, soweit sie noch Gewebereste enthielten, frei von Zooxanthellen sind (Coll. Nr. Coel. 47, 148, 1058, 1388) und zu *A. pluma*, wahrscheinlich von der englischen Küste angetrieben, zu rechnen sind. Ein anderer Teil von Fundstücken von der südlichen europäischen Atlantikküste und aus dem Mittelmeer (Coll. Nr. Coel. 1385, 1389, 2160, 3776, 7345) enthalten Zooxanthellen und konnten als *A. tubiformis* identifiziert werden.

Ökologie und Verbreitung. — *Aglaophenia pluma* ist in England (Plymouth, Wight, Lundy), Wales (Anglesey), Südostirland und Frankreich (Bretagne) von Mai bis Oktober mit *Corbulae* anzutreffen, allerdings liegen nur wenige im Winter gesammelte Kormen vor. In Südspanien (Almería) wurden zahlreiche reife Kormen zwischen Juli und September gefunden, doch fehlen Sammlungen aus der übrigen Jahreszeit. Funde von der afrikanischen Küste, einschließlich Südafrika bedürfen einer kritischen Durchsicht wegen ihrer Artzugehörigkeit, bevor Reifezeiten angegeben werden können.

Von Südengland und Südirland nach Süden zu wächst *A. pluma* stellenweise im Sommer mit dichotomer Verzweigung auf, im Gegensatz zu *A. tubiformis* jedoch auch in wellenexponierter Lage. Anfang Oktober werden in Plymouth die dichotomen Kormoide abgebaut und durch unverzweigte

Kormoide ersetzt. Möglicherweise sind die Kormen im Mittelmeer und an der Westafrikanischen Küste perennierend dichotom verzweigt. Unregelmäßig verzweigte Kormoide wurden in der Menai Strait (Wales) im Januar gefunden, scheinen aber nur sehr selten vorzukommen.

Das Vorkommen von *A. pluma* ist im Mittelmeer auf den westlichsten Abschnitt beschränkt. Stechow fand vor 60 Jahren dichotome Kormen im Hafen von Cette (heute Sete, Südfrankreich), (Zoologische Sammlung, München). An der spanischen Südküste (Cabo de Gata, Almería und Calahonda) ist die dichotome Modifikation häufig im Felslitoral und auf Grobsandböden bis 20 m Tiefe zu finden. Die Verbreitung erstreckt sich an der europäischen Küste bis in die Bretagne (Roscoff), in Großbritannien über die Kanalküste, Irische See und atlantische Küsten Schottlands, sowie alle Teile Irlands. Im küstennahen Litoral siedelt *A. pluma* sehr häufig auf *Halydris siliquosa* und anderen Sargassaceen, jedoch auch an *Laminaria*-Rhizomen und auf Felsboden. Der Literatur zufolge ist *A. pluma* und *A. "dichotoma"* an der afrikanischen Küste bis Südafrika verbreitet, unverzweigte Kormen jedoch bedürfen einer Nachprüfung wegen ihrer Artzugehörigkeit.

3. Bestimmungsschlüssel der mediterranen Arten

1 Kormoid nicht verzweigt	4
— Kormoid verzweigt	2
2 Kormoid dichotom verzweigt	10
— Kormoid anisodichotom verzweigt	3
3 Kormoid rhachial verzweigt	<i>A. acacia</i>
— Kormoid frontal verzweigt	<i>A. elongata</i>
4 Coenosarc mit Zooxanthellen	5
— Coenosarc frei von Zooxanthellen	6
5 Kaulus mit Intersegmenten	<i>A. harpago</i>
— Kaulus ohne Intersegmente	<i>A. tubiformis</i>
6 Kaulus mit Prosegment	7
— Kaulus ohne Prosegment	<i>A. picardi</i>
7 Hydrothek mit Septum	<i>A. kirchenpaueri</i>
— Hydrothek ohne Septum	8
8 mesiale Nematothek rohrförmig	<i>A. tubulifera</i>
— mesiale Nematothek rinnenförmig	9
9 mesiale Nematothek zweigt oberhalb der Mitte der Hydrothek ab	<i>A. octodonta</i> 1)
— mesiale Nematothek zweigt unterhalb der Mitte der Hydrothek ab	

1) Im westl. Mittelmeer (Spanien, N. Afrika) auch *A. pluma*.

.	<i>A. lophocarpa</i> ²⁾
10 Coenosarc mit Zooxanthellen	<i>A. tubiformis</i>
— Coenosarc ohne Zooxanthellen	<i>A. pluma</i>

Nach diesem Schlüssel sind juvenile Exemplare aller Arten und unverzweigte Kormoide ohne Coenosarc nicht bestimmbar. Die Unterscheidung von *A. octodonta* von unverzweigter *A. pluma*, desgleichen von *A. lophocarpa* von unverzweigter *A. pluma* ist nur nach umfangreichen biometrischen Analysen von Exemplaren aus der gleichen Region möglich, zum Teil auch nach der Wasserbewegungsexposition zu entscheiden. Bei unverzweigten Kormoiden zeigt nur *A. lophocarpa* den Verschuß der unpaaren Verbindungsöffnung zwischen der Hydrothek und der mesialen Nematothek, jedoch ist diese Membran nicht bei allen Kormen entwickelt.

DER SYSTEMATISCHEN ERGEBNISSE

V. DISKUSSION

Wie das Ergebnis der biometrischen Untersuchung zeigt, bilden die "Ökotypen" der mediterranen Aglaophenien, nach dem Grad ihrer Wasserbewegungsexposition geordnet, eine morphologische Reihe, die durchaus innerhalb einer Art liegen könnte. Erst die Entdeckung der unterschiedlichen Reifezeiten und des Nebeneinandervorkommens verschiedener Typen ohne Übergangsformen legte nahe, daß es sich hier in vielen Fällen nicht um Standortmodifikationen derselben Art handeln kann, wie von einigen Autoren vermutet, sondern um getrennte Arten. Mit den morphologischen Unterschieden und den unterschiedlichen Reifezeiten erwiesen sich weitere Merkmale gekoppelt, wie das Vorhandensein oder Fehlen von Zooxanthellen und spezielle Substratbevorzugen. Nach diesen Kriterien ließ sich *A. picardi* von den ihr sehr ähnlichen Arten *A. octodonta* und *A. tubiformis* als neue Art trennen. Da sich auf Grund aller bisherigen Beobachtungen das Vorhandensein von Zooxanthellen bei Hydrozoen als artspezifisch erwies, ist die von Marktanner-Turneretscher (1890) vorgenommene Trennung der Art *A. tubiformis* von *A. pluma* (sensu Linnaeus) gerechtfertigt. Nach den Ergebnissen der ökologischen Untersuchung wurde *A. pluma* sensu Marktanner-Turneretscher als unverzweigte Standortmodifikation der dichotomen *A. tubiformis* erkannt und daher mit dieser vereinigt.

Zur Klärung der Synonymieverhältnisse der mediterranen *Aglaophenia*-Arten war eine Sichtung des Typenmaterials und eine Ergänzung der Artbeschreibung notwendig.

Die bisher übliche Unterscheidung der Arten allein nach der Gestalt von

²⁾ Im westl. Mittelmeer (Spanien, N. Afrika) auch *A. pluma*.

Hydrothek und Corbula hat sich wegen deren großer Variabilität als unzureichend erwiesen. Die Variationsbreite der morphologischen Merkmale ist selbst in dem relativ kleinen Untersuchungsgebiet um Rovinj bereits so groß, daß nur eine einzige Art, *A. octodonta*, nach diesen Kriterien mit Sicherheit von den übrigen Arten getrennt werden kann. Wie der Vergleich von *A. harpago* aus der Adria und aus dem Tyrrhenischen Meer zeigt, können sich getrennte Populationen derselben Art morphologisch ebenso stark unterscheiden wie verschiedene Arten.

Dagegen erwiesen sich sekundär auftretende Veränderungen der Kormidien als arttypisch. So verwachsen die ursprünglich rinnenförmigen Nematheken von *A. tubulifera*, mit Ausnahme der proximalsten Kormidien der Kladien, röhrenförmig. Bei den Arten *A. acacia* und *A. lophocarpa* wird das "Oreficium", die Verbindungsöffnung zwischen der Hydrothek und der mesialen Nematothek, an den topologisch älteren Hydrotheken durch eine dünne Membran verschlossen.

Die Corbulagestalt hängt von der Anzahl der Corbulacostae und deren Verwachsungsgrad ab. Die Rippenzahl verändert sich innerhalb einer Art mit zunehmender Kormoidgröße beträchtlich, der Verwachsungsgrad der Rippen ist je nach Geschlecht des Kormoids verschieden. Freie, unverwachsene Rippen kommen bei mehreren Arten in beiden Geschlechtern vor, so daß diesem Merkmal keine große Bedeutung für die Unterscheidung der Arten zukommt.

Mit Ausnahme von seltenen "Mißbildungen" sind dagegen die Ramifikationsmuster arttypisch. Reife *A. acacia* und *A. elongata* zeigen stets den für sie charakteristischen Verzweigungstypus, bei *A. tubiformis* hängt die dichotome Gabelung unter anderem auch von der Wasserbewegung ab. Bei dieser Art fand Bedot (1919) (Sammlung Stechow, Material Bedot Nr. 237) in Neapel einen Kormus mit anisodichotom rhachial verzweigten Kormoiden.

Mit Ausnahme von *A. picardi* bilden alle Arten Prosegmente am Kaulus aus, die sich deutlich von den kladien tragenden Segmenten unterscheiden, auch wenn die Kladien abgebrochen sind. Die Form der Prosegmente ist stark variabel und mit der Größe des Kormoids und der Wasserbewegungsexposition korreliert. Bei den Arten mit großen, selten regenerierenden Kormoiden sind die Prosegmente meist so stark mit Epibionten inkrustiert, daß sie nicht untersucht werden können.

Intersegmente kommen (mit gelegentlichen Ausnahmen bei verletzten *A. kirchenpaueri* Kormoiden) nur bei *A. harpago* vor. Für diese Art ist auch der "Apicalhaken" charakteristisch, der jedoch, wie die Intersegmente, meist nur an älteren Kormoiden ausgebildet ist.

Bei *A. tubiformis* und *A. harpago* sind bisher nur zooxanthellenhaltige

Exemplare gefunden worden. Die Symbiose von Cnidariern mit Zooxanthellen, die nach Wells (1956) bis ins mittlere Trias zurückreichen dürfte, ist sicher mehrmals unabhängig voneinander mit derselben Algenart (*Gymnodinium microadriaticum*) entstanden. Daß zur Symbiose eine spezielle Präadaptation erforderlich ist, zeigt das Nebeneinandervorkommen von symbiontischen und nicht symbiontischen Arten desselben Genus. Nach Gohar (1940) und Gohar & Roushdy (1960) ist eine Infektion präadaptierter Arten (*Heteroxenia* spp.) neben der Übertragung über das Ei (*Xenia* spp.) durchaus möglich. Das Fehlen von Symbionten bei *A. octodonta*, die häufig gemeinsam mit *A. tubiformis* am selben Standort vorkommt, ist nur durch die fehlende Präadaptation zur Aufnahme von Zooxanthellen zu verstehen, soweit bisher gelungene Reinfektionsversuche an Seeanemonen (an *Aiptasia* sp., D. L. Taylor, pers. Mitt.; Czygan, 1976) oder im Freiland natürlich vorkommende Zooxanthelleninfektionen, wie bei Heteroxeniiden, Rückschlüsse auf symbiontische *Aglaophenia*-Arten zulassen. Dieselbe Überlegung gilt auch für die symbiontenfreie *A. pluma*, die in Südspanien und entlang der französischen Atlantikküste häufig neben *A. tubiformis*, oft sogar auf demselben Algenexemplar, aufwächst.

Im Gegensatz zu den Hexakorallen und Milleporina, wo meist alle Arten eines Genus Zooxanthellen besitzen, scheinen symbiontische Algen bei Hydroiden nichts über eine nähere Verwandtschaft auszusagen. Sie wurden bei *Aglaophenia* nur noch bei *A. cupressina* Lamouroux, einer abberanten indopazifischen, polysiphonen Art gefunden und sonst bei keiner der zahlreichen tropischen Flachwasserarten. Die mediterran-lusitanische Verbreitung von *A. tubiformis* deutet auf eine Entstehung der Symbiose dieser Art mit Zooxanthellen im Mittelmeer hin. Nach der morphologischen Ähnlichkeit mit *A. pluma* könnte *A. tubiformis* durchaus aus einer präadaptierten mediterranen Population dieser Art entstanden sein, die im Quartär (Mindel und Riss) zeitweilig durch die Schwelle von Gibraltar von der atlantischen Population getrennt war (Pfannenstiel, 1951). *A. tubiformis*, die in einem geschlossenen Verbreitungsband vom Mittelmeer bis in die Bretagne vorkommt, ist bisher nördlich von Portugal nicht dichotom verzweigt gefunden worden. Möglicherweise kann die Art infolge des Lichtmangels durch das trübe Wasser des Ärmelkanals nur im seichten, meist wellenexponierten Sublitoral gedeihen, wo die Wasserbewegung die Bildung der großen, dichotom verzweigten Kormoide verhindert. Die zooxanthellenfreie dichotom gegabelte *A. pluma* jedoch kommt entlang der Atlantikküste nach Norden bis nach Südirland, Südengland und in die Bretagne vor. Aus Glenan ist sie von Fey (1969) als *A. dichotoma* und Castric-Fey (1973, und pers. Mitt.) als *A. pluma* forma *helleri* beschrieben worden.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *A. harpago* läßt sich wenig aussagen. Auch Von Schenck (1965) hat die Einordnung dieser Art in die latecarinata-Gruppe nicht näher begründet. *A. latecarinata* Allman, 1877, selbst ist frei von symbiontischen Algen und bildet weder Apicalhaken noch regelmäßig Intersegmente. Keine weitere *Aglaophenia*-Art ist bekannt, die sich derart auf das Vorkommen auf Seegrasblättern (Potamogetonacea) spezialisiert hat.

A. picardi läßt sich vorläufig nicht von anderen *Aglaophenia*-Arten ableiten, weil trotz intensiver Suche noch keine juvenilen Kormoide, die sich durch Metamorphose aus den Planulae entwickeln, gefunden werden konnten und somit das Fehlen eines Prosegmentes am Kaulus nicht gedeutet werden kann. Ein einziges Exemplar dieser Art ist bisher außerhalb des Mittelmeeres von Zibrowius auf den Azoren gesammelt worden. Dagegen ist der Ursprung von *A. acacia* und *A. lophocarpa* im karibischen Raum zu vermuten, von wo beide Arten durch den Golfstrom bis ins westliche Mittelmeer Verbreitung gefunden haben. *A. kirchenpaueri* ist rein mediterran-lusitanisch. Das Septum in der Hydrothek ist so charakteristisch, daß die Art, wenn sie außerhalb dieses Raumes gefunden worden wäre, sehr wahrscheinlich veröffentlicht wäre. Die Verbreitung von *A. elongata* im lusitanischen Raum ist auf die häufige Verwechslung mit *A. pluma*, *A. acacia* und *A. lophocarpa* zurückzuführen, die wegen der schlanken Hydrotheken als *A. elongata* bestimmt waren.

Es bleibt zu hoffen, daß die derzeitigen Probleme der Trennung von *A. octodonta*, unverzweigter *A. pluma* und *A. lophocarpa* sowie einer Reihe weiterer unverzweigter, symbiontenfreier atlantischer Arten künftig durch genetische oder biochemischer Verfahren gelöst werden können. Viele dieser Methoden werden nur an lebenden oder speziell dazu konservierten Exemplaren durchführbar sein, so daß der Teil unserer Sammlungen, der nicht nach ökologischen oder geographischen Kriterien eindeutig eingeordnet werden kann, auch künftig nicht determinierbar sein wird.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Beginn und Ende der Reifezeit der Arten hängen von der Wassertemperatur ab. *A. octodonta* bildet das ganze Jahr über Corbulae aus, mit einem Maximum im zeitigen Frühjahr während der tiefsten Wassertemperaturen. Auch *A. harpago* und *A. tubiformis* tragen im Frühling die meisten Corbulae. Mit dem Beginn der sommerlichen Wassertemperaturen stellt *A. harpago* die Fortpflanzungstätigkeit ein, *A. tubiformis* setzt sie in vermindertem Maße bis in den Herbst fort. Bei *A. picardi*, *A. elongata* und *A. kirchenpaueri* beginnt die Corbulaentwicklung erst bei sommerlichen Wasser-

temperaturen. Die Anzahl der Corbulae ist bei diesen Arten positiv mit der Wassertemperatur korreliert. Mit der Abkühlung im späten Herbst stellen alle Arten außer *A. octodonta* die Corbulaentwicklung ein.

2. Die Arten stellen unterschiedliche Ansprüche an die Intensität und Häufigkeit der Wasserbewegungsexposition. *A. octodonta* kommt ausschließlich oberhalb der "1. kritischen Tiefe" bei einer Seegangshäufigkeit von über 180 Tagen/Jahr vor. In dieser Zone siedelt gelegentlich auch *A. tubiformis*. Die meisten Exemplare von *A. tubiformis*, *A. picardi* und *A. kirchenpaueri* finden sich jedoch zwischen der 1. kritischen Tiefe und der Tiefe die der halben durchschnittlichen Wellenlänge entspricht. *A. kirchenpaueri* zieht dabei Standorte mit einer Seegangshäufigkeit von über 180 Tagen/Jahr vor, *A. picardi* und *A. tubiformis* tolerieren noch Stellen mit nur 90 Tagen Seegang/Jahr. Alle 3 Arten kommen bei Dauerströmung auch unterhalb der "2. kritischen Tiefe" vor. In vorwiegend strömungsexponierten Gebieten verzweigen sich die Kormoide von *A. tubiformis* im Frühjahr dichotom. *A. elongata* (und im westlichen Mittelmeer auch *A. acacia*, *A. lophocarpa* und *A. tubulifera*) besiedelt ausschließlich permanent beströmte Stellen. In Istrien ist *A. harpago* ebenfalls in der strömungsexponierten Zone zu finden, im übrigen Mittelmeer jedoch auch im wellenexponierten Bereich.

3. *A. octodonta* toleriert alle Stufen der Lichtabschirmung. *A. tubiformis* und *A. harpago*, die mit symbiontischen Algen (*Gymnodinium microadriaticum*) vergesellschaftet sind, fehlen an Standorten mit weniger als 10% des Oberflächenlichtes. Beide Arten erhöhen die Zooxanthellenzahl mit der Abnahme des Lichtgenusses. Im relativ trüben Wasser von Istrien liegt die untere Grenze des Vorkommens bei 20 m Tiefe, in der klaren Ägäis und im Tyrrhenischen Meer bei 40 m Tiefe. *A. picardi*, *A. kirchenpaueri* und *A. elongata* (wie auch die westmediterranen Arten *A. acacia*, *A. lophocarpa* und *A. tubulifera*) vermeiden Standorte mit einer Lichtexposition von mehr als 2% des Oberflächenlichtes.

4. Mit Ausnahme von *A. tubiformis* und *A. harpago* ist keine der mediterranen Arten an ein spezifisches Substrat gebunden. *A. tubiformis* siedelt in der Nordadria ausschließlich auf Sargassaceen (*Cystoseira* und *Sargassum* spp.), *A. harpago* im gesamten Mittelmeer nur auf Potamogetonaceen (*Cymodocea* und *Posidonia* sp.). *A. harpago* ist in der vegetativen Kormuspropagation morphologisch speziell an Seegrassblätter angepaßt. Die Bestände beider Arten sind durch den Rückgang ihrer Substratpflanzen infolge der Wasserverschmutzung in der Nordadria gefährdet.

5. Die bathymetrische Verteilung der Arten hängt von ihren klimatischen und edaphischen Ansprüchen ab. Die Arten zeigen eine Vertikalzonierung von *A. octodonta* als seichteste Form über *A. kirchenpaueri*, *A. picardi*, *A.*

tubiformis, *A. harpago* und dichotome *A. tubiformis* zu *A. elongata* (*A. acacia*, *A. lophocarpa* und *A. tubulifera*) als tiefste Formen. *A. tubiformis* kommt dabei nur an stark belichteten Standorten, *A. picardi*, *A. kirchenspeueri*, *A. elongata* und die übrigen Arten nur in lichtabgeschirmten Lagen vor. Die zooxanthellenhaltigen Arten zeigen die größte Variabilität in ihrer Tiefenverbreitung.

6. Die Aglaophenien Rovinjs zeigen in ihren Kormidienproportionen mehr oder weniger deutliche Unterschiede. Die Reihung der Arten nach ihrer Kormidiengestalt von *A. octodonta* mit seichten, breiten Kormidien über *A. picardi* und *A. tubiformis* zu *A. elongata* mit schmalen, langen Kormidien, entspricht der Reihung der Arten nach ihrer Wasserbewegungsexposition bzw. ihrer bathymetrischen Verteilung. Die Variationsbreite der Meßwerte ist jedoch so groß, daß sich im Untersuchungsgebiet nur *A. octodonta* mit Sicherheit biometrisch von allen anderen Arten unterscheiden läßt.

7. Die Kormidien von *A. tubiformis* werden mit abnehmender Exposition länger und schlanker. Sie sind bei strömungsexponierten Exemplaren im Sommer und Herbst bei hohen Wassertemperaturen ebenfalls länger und schmaler als im Frühjahr bei niedrigen Wassertemperaturen.

8. Eine mediterrane Art, *A. picardi*, ist bisher noch nicht beschrieben worden. Sie unterscheidet sich durch das Fehlen eines Prosegmentes von allen übrigen Arten. *A. tubulifera* und *A. lophocarpa* sind für das Mittelmeer, *A. harpago* für die Adria neu. *A. pluma* var. *dichotoma* (Sars) ist mit *A. tubiformis* Marktanner-Turneretscher identisch. *A. tubiformis* unterscheidet sich histologisch und in ihrer Verbreitung von *A. pluma* (Linnaeus). Die mangelhafte morphologische Beschreibung aller mediterranen Arten wurde ergänzt und die Synonymie diskutiert. Für die fehlenden Typen von *A. octodonta* und *A. elongata* wurden Neotypen bestimmt und ein Lectotypus für *A. tubiformis* und *A. pluma* festgelegt.

LITERATURVERZEICHNIS

- ABE, N., 1937. Post larval development of the coral *Fungia actiniformis* var. *polarvensis* Doederlein. — Palao Tropical Biological Station Studies, 1(1): 73-93.
- ABEL, E. F., 1959. Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoen. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil V. — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 30 (Suppl.): 1-94.
- AGASSIZ, L., 1862. Contributions to the Natural History of the United States of America, 4: 1-380.
- ALLMAN, G. J., 1877. Report on the Hydroida collected during the exploration of the Gulf Stream. — Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., 5(2): 1-66.
- , 1883. Report on the Hydroida dredged by H. M. S. Challenger, part 1. The Plumularidae. — Rep. sci. Res. Challenger, Zool., 7: 1-55.
- BABIĆ, K., 1911. *Aglaophenia adriatica* n. sp., eine neue Hydroidenform aus der Adria. — Zool. Anz., 37: 541-543.

- BEDOT, M., 1919a. Le développement des colonies d'Aglaophenia. — Compt. rend. Séances Soc. Phys. Hist. nat. Geneve, 36 : 50-57.
- , 1919b. Les variations d'Aglaophenia pluma L. — Rev. suisse Zool., 27 : 243-282.
- , 1921a. Hydroides provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice (1887 à 1912) I. Plumulariidae. — Résult Camp. scient. Prince Albert 1^{er}, 60 : 1-73.
- , 1921b. Notes systématiques sur les Plumularides, 1^{er} partie. — Rev. suisse Zool., 28 : 311-356.
- , 1922. Les caractères sexuelles secondaires des Plumularides. — Rev. suisse Zool., 29(4) : 147-166.
- BILLARD, A., 1913. Les Hydroïdes de l'expédition du "Siboga". I. Plumulariidae. — Siboga Exped., 7a : 1-115.
- BROCH, H., 1912a. Hydroïda. Rep. scient. Results "Michael Sars" north Atlantic deep sea Exped. 1910, III : 1-18.
- , 1912b. Hydroïdenuntersuchungen III. Vergleichende Studien an adriatischen Hydroïden. — Det Kgl. Norske Vid. Selsk. Skr. 1911, Trondhjem, 1 : 1-65.
- , 1914. Hydrozoa benthonica. In: Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna West Afrikas (Hrg. W. MICHAELSEN) : 21-50.
- , 1927. Methoden der marinen Biogeographie. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (Hrg. E. ABDERHALDEN), 1 : 57-80.
- , 1933. Zur Kenntnis der adriatischen Hydroïdenfauna von Split. — Skr. Norske Vidensk. Akad. Oslo, Mat. nat. Kl., 1933 (4) : 1-115.
- CAVOLINI, F., 1785. Memorie servire alla storia de'Polipi marini. Socie di varie accademie Napoli, 1758 : 1-279.
- CAZAUX, M. C., 1961. Signification et origine de l'association entre Hydractinie et Pagure : rôle des tropismes larvaires dans le développement de l'Hydraire. — Bull. Stn. biol. Arcachon, (N.S.) 13(6) : 1-5.
- CZYGAN, F.-G., 1976. "Synthetische" Aiptasia mutabilis Rapp (Coelenterata). — Z. Naturforschung, 31c : 215.
- DA CUNHA, A. X., 1944. Hidropolipos das costas de Portugal. — Mem. Mus. zool. Univ. Coimbra, 161 : 1-101.
- DIETRICH, G. & K. KALLE, 1965. Allgemeine Meereskunde, 2. Aufl., Berlin : 492 pp.
- DREW, E. A., 1972. The biology and physiology of algal-invertebrate symbioses. II. Density of symbiotic algal cells in a number of hermatypic hard corals and alcyonarians from various depths. — J. mar. Biol. Ecol., 9 : 71-75.
- ELLIS, J., 1756. Essai sur l'histoire naturelle des corallines. La Haye.
- EMERSON, R., 1957. Dependence of yield of photosynthesis in longwave red light on wavelength and intensity of supplementary light. — Science, 125 : 746.
- ERCEGOVIĆ, A., 1957. Principes et essai d'un classement des étages benthiques. — Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 22(13) : 17-21.
- ERNST, J., 1958. Studien über die Seichtwasser-Vegetation der Sorrentiner Küste. Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil 13. — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 30 (Suppl.) : 470-518.
- FAURE, C., 1960. Etude des phénomènes de reproduction chez Aglaophenia pluma (L.). — Cah. Biol. Mar., 1 : 185-204.
- FEY, A., 1969. Peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. — Vie Milieu, (B.) 20(2) : 387-414.
- GEMERDEN-HOOGEVEEN, G. C. H. VAN, 1965. Hydroids of the Caribbean Sertulariidae, Plumulariidae and Aglaopheniidae. Uitg. natuurwet. Stud. kring Suriname, 40 : 1-87.
- GERLOFF, G. C., G. P. FITZGERALD & FOLKE SKOOG, 1950. The isolation, purification and culture of blue-green algae. — Am. J. Botany, 37(3) : 216.
- GOHAR, H. A. F., 1940. Studies on the Xenidiidae of the Red Sea. — Publ. mar. biol. Sta. Ghardaqa, 2 : 25-118.

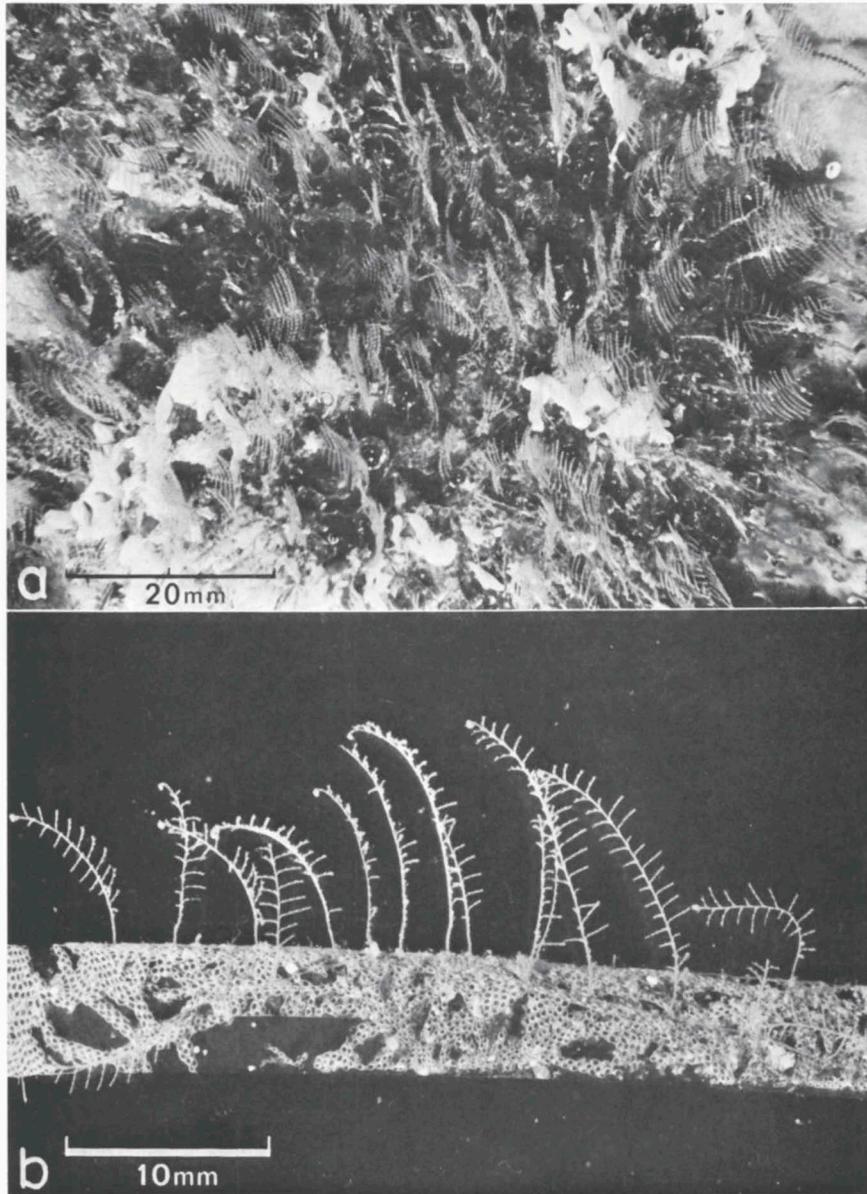
- GOHAR, H. A. F. & H. M. ROUSHDY, 1960. On the embryology of the Xenidae (Alcyonaria). — *Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaqa*, 11: 45-68.
- GOREAU, T. F. & N. I. GOREAU, 1959. The physiology of skeleton formation in corals II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. — *Biol. Bull.*, 117: 239-250.
- GRAEFFE, E., 1884. Übersicht der Fauna des Golfes von Triest III. Coelenterata (Cnidaria). — *Arb. Zool. Inst. Wien und Zool. Stat. Triest*, 5: 333-362.
- HALLDAL, P., 1968. Photosynthetic Capacities and Photosynthetic Action Spectra of Endozoic Algae of the massive Coral *Favia*. — *Biol. Bull.*, 134: 411-424.
- HAXO, F. T. & L. R. BLINKS, 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. — *J. Gen. Physiol.*, 3: 389-422.
- HELLER, C., 1868. Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres. Wien: 88 pp.
- HINCKS, T., 1861. Supplement to a Catalogue of the Zoophytes of South Devon and South Cornwall. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8(3): 152-173 und: 251-262.
- , 1868. A history of the British Hydroid Zoophytes 1: 1-338; 2, pl. 1-67.
- HÜCKSTEDT, G., 1963. Aquarienchemie. Kosmos, Stuttgart: 88 pp.
- JEFFREY, S. W. & F. T. HAXO, 1968. Photosynthetic pigments of symbiotic Dinoflagellates (Zooxanthellae) from corals and clams. — *Biol. Bull.*, 135: 149-165.
- JERLOV, N. G., 1951. Optical studies of ocean waters. — *Swed. Deep-Sea Exped. Rep. Physics and Chemistry*, 3(1): 1-59.
- , 1958. Adriatic thalassographic cruise 1955 II. Distribution of suspended material in the Adriatic Sea. — *Arch. ocean. limn., Venezia*, 11(2): 227-250.
- JOHNSTON, G., 1838. A history of British Zoophytes, 1. Edinburgh, 341 pp.
- KATZMANN, W., 1972. Regression von Braunalgenbeständen unter dem Einfluß von Abwässern. — *Naturwiss. Rdsch.*, 5: 182-185.
- KAWAGUTI, S., 1941. On the physiology of reef corals V. Tropism of coral planulae considered as a factor of distribution of the reefs. — *Palao Trop. Biol. Stat. Studies*, 2(2): 319-328.
- KINNE, O., 1957. Über den Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf die Köpffchenform des Brackwasserpolypen *Cordylophora*. — *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 1956: 445-449.
- KIRCHENPAUER, G. H., 1872. Über die Hydroidenfamilie Plumularidae, einzelner Gruppen derselben und ihre Fruchthälter. 1. *Aglaophenia*. — *Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 5: 1-52.
- KRAMP, P. L., 1956. Hydroids from depths exceeding 6000 meters. — *Galathea Rep.*, 2: 17-20.
- KÜHN, A., 1909. Sproßwachstum und Polypenknospung bei den Thekaphoren. — *Zool. Jb., Morph.*, 28(2): 387-476.
- , 1913. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. — *Ergebn. Fortschr. Zool.*, 4: 1-284.
- LAMARCK, J. DE, 1816. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, 2. Paris: 568 pp.
- LAMOUREUX, J. V. F., 1816. *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes*. Caen: 560 pp.
- LELOUP, E., 1933. Anomalies du trophosome et du gonosome chez *Aglaophenia pluma*. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 9(22): 1-30.
- , 1939. Notes sur quelques hydropolypes exotiques. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 15(51): 1-19.
- LEWIS, D. H. & D. C. SMITH, 1971. The autotrophic nutrition of symbiotic marine coelenterates with special reference to hermatypic corals. I. Movement of photosynthetic products between the symbionts. — *Proc. R. Soc. Lond., (B.)* 178: 111-129.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae. Regnum animale. Editio decima*, 1758. (Unveränderter Neudruck, Leipzig, 1894).

- MAGNUS, D. B. E., 1966. Zur Ökologie einer nachtaktiven Flachwasser-Seefeder (Octocorallia, Pennatularia) im Roten Meer. — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Sonderband 2: 369-380.
- MANTON, I. & M. PARKE, 1965: Observations on the fine structure of two species of *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca. — J. mar. biol. Ass. U.K., 45: 743-54.
- MARCUZZI, G., 1972. Le collezioni dell'ex Istituto di Biologia Marina di Rovigno conservate presso la Stazione Idrobiologica di Chioggia. — Atti Mem. Acad. Patavina Sci. Lett. Arti, 84(2): 175-177.
- MARKTANNER-TURNERETSCHER, G., 1890. Die Hydroiden des K. K. naturhistorischen Hofmuseums. — Ann. nat. hist. Hofmus. Wien, 5: 195-286.
- MCCRADY, J., 1857. Gymnophthalmata of Charleston Harbor. — Proc. Elliot Soc. Nat. Hist., 1: 103-221.
- MENECHINI, G., 1845. Osservazioni sull'ordine delle Sertularie della classe de'polipi. — Mem. I. R. Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, 2: 183-199.
- MERGNER, H. & A. SVOBODA, 1977. Productivity and seasonal changes in selected reef areas in the Gulf of Aqaba (Red Sea). — Helgoländer wiss. Meeresunters., 30, 1-4: 383-399.
- MILLARD, N. A. H., 1966. Hydroids of the Vema - Seamount. — Ann. S. African Mus., 48(19): 489-496.
- , 1968. South African Hydroids from Dr. Th. Mortensen's Java-South Africa expedition 1929-1930. — Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren., 131: 251-288.
- MOSETTI, F., 1967. Caratteristiche idrologiche dell'Adriatico Settentrionale (Sezione estiva). — Atti Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, 125: 147-165.
- MÜLLER, H. C., 1913. Einige Fälle von Doppelbildungen und Conrescenz bei Hydroiden. — Zool. Anz., 42: 104-112.
- , 1914. Die Regeneration der Gonophoren bei den Hydroiden und anschließende biolog. Beobachtungen. Teil 2. Thecata. — Arch. f. Entw. Mech., 38: 288-363.
- MÜLLER-CALE, K. & E. KRÜGER, 1913a. Einige biologische Beobachtungen über die Entwicklung von *Aglaophenia helleri*, *Aglaophenia pluma* und *Sertularella polyzonias*. — Mitt. Zool. Stat. Neapel, 21: 41-50.
- , 1913b. Symbiotische Algen bei *Aglaophenia helleri* und *Sertularella polyzonias*. — Mitt. Zool. Stat. Neapel, 21: 51-64.
- MUSCATINE, L., 1967. Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and *Tridacna*, and its control by the host. — Science, 156: 516-519.
- NEPPI, V., 1917. Osservazioni sui polipi idroidi del Golfo di Napoli. — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 2: 29-65.
- , 1920. Nuove osservazioni sui polipi idroidi del Golfo di Napoli. — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 3: 1-31.
- , 1922. Revisione delle specie di *Aglaophenia* del Golfo di Napoli. — Boll. Soc. Nat. Napoli, 33: 82-86.
- NISHIHARA, M., 1964. The association between Hydrozoa and their attachment substrata with special reference to algal substrata. — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, 12(2-3): 75-92).
- , 1967. Observations on the selection of algal substrata by hydrozoan larvae, *Sertularella miurensis* in nature. — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, 13(1): 35-48.
- , 1968a. Experiments on the algal selection by the larvae of *Coryne uchidai* Stechow (Hydrozoa). — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, 13(2): 83-89.
- , 1968b. Brief experiments of the effect of algal extracts in promoting the settlement of the larvae of *Coryne uchidai* Stechow (Hydrozoa). — Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, 13(2): 91-101.
- NÜMMANN, W., 1941. Der Nährstoffhaushalt in der nordöstlichen Adria. — *Thalassia Jugoslavica*, 5(2): 5-68.

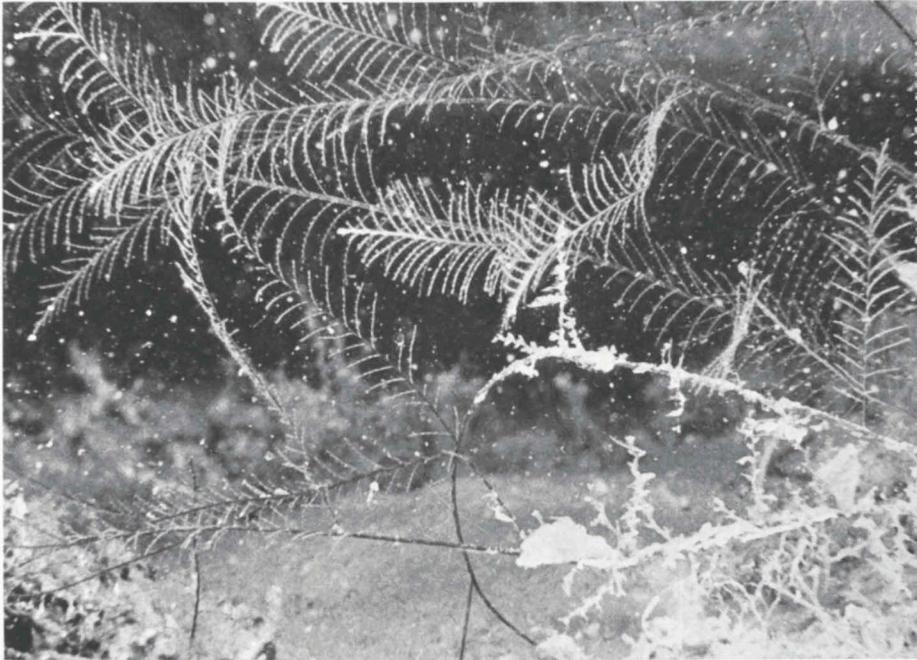
- NUTTING, C. C., 1895. Notes on reproduction of Plumularian hydroids. — *Am. Naturalist*, 1895: 969-972.
- , 1900. American Hydroids, Part I. The Plumularidae. — *Smithson. Inst. U.S. Nat. Mus., Spec. Bull.* 4: 1-285.
- OTT, J., 1967. Vertikalverteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassaceen. — *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.*, 15: 412-428.
- OTT, J. & A. SVOBODA, 1970. Messung der qualitativen Lichtverteilung in Phytalbeständen. — *Thalassia Jugoslavica*, 6: 185-188.
- PARENZAN, P., 1956. Biocenologia dei fondi marini in Zosteracee. — *Boll. Zool.*, 23: 621-684.
- PAUL, J., 1970. Sedimentologische Untersuchungen im Limskikanal und vor der istrischen Küste (nördliche Adria). — *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, 7: 1-75.
- PAUSINGER, F., 1900. Bau und Funktion der Nematophoren von Plumulariiden. — *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, 12: 301-334.
- PENNYCUIK, P. R., 1959. Faunistic Records from Queensland. V. Marine and Brackish water hydroids. — *Univ. Queensland Pap. Zool.*, 1(6): 141-210.
- PFANNENSTIEL, M., 1951. Quartäre Spiegelschwankungen des Mittelmeeres und des Schwarzen Meeres. — *Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich*, 96: 81-102.
- PICARD, J., 1951a. Hydraires littoraux du Sénégal récoltés par H. Sourie aux environs de Dakar. — *Bull. Inst. franç. Afrique noire*, 13(1): 109-115.
- , 1951b. Notes sur les Hydraires littoraux de Banyuls-sur-mer. — *Vie Milieu*, 2(3): 338-349.
- , 1955. Hydraires des environs de Castiglione (Algérie). — *Bull. Stat. Aquiculture Peche de Castiglione*, 7: 181-199.
- , 1958. Notes sur une collection d'Hydroides provenant des Côtes Méditerranéennes d'Israël. — *Bull. Fish. Res. Stat. Haifa*, 15: 1-3.
- PICTET, C. & M. BEDOT, 1900. Hydraires provenant des campagnes de l'Hirondelle. — *Rés. Camp. scient. Albert I., Prince de Monaco*, 18: 40-58.
- PIEPER, F. W., 1884. Ergänzungen zu Heller's Zoophyten... des adriatischen Meeres. — *Zool. Anz.*, 7: 148, 164, 185, 216.
- RALPH, P., 1961. New Zealand Thecate Hydroids Parts IV. Plumulariidae. — *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 88(4): 19-74.
- REYNOLDS, O., 1883. An experimental investigation on the circumstances which determine whether the motion of water shall be direct or sinuous, and the law of resistance in parallel channels. — *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 174: 935-982.
- RIEDL, R., 1959. Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseischer Höhlen. Ergebnisse der Österreichischen Tyrrhenia-Expedition 1952. Teil XVI. — *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 30 (Suppl.): 589-755.
- , 1964. Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarien im mediterranen Felslitoral. — *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 10: 155-186.
- , 1966. Biologie der Meereshöhlen. Hamburg & Berlin: 636 pp.
- RIEDL, R. & H. FORSTNER, 1968. Wasserbewegung im Mikrobereich des Benthos. — *Sarsia*, 34: 163-188.
- ROGICK, M. D. & H. CROASDALE, 1949. Studies on marine Bryozoa. III. Woods Hole region Bryozoa associated with algae. — *Biol. Bull.*, 96: 32-69.
- ROMEIS, B., 1968. Mikroskopische Technik. 16. Auflage, München und Wien: 757 pp.
- ROSSI, L., 1950. Celenterati del Golfo di Genova. — *Boll. Ist. Mus. Zool. Torino*, 2(4): 149-235.
- , 1961. Idroidi viventi sulle scogliere del promontorio di Portofino (Golfo di Genova). — *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 72: 69-85.
- , 1964. Fattori ecologici ed accrescimento in colonie di *Eudendrium racemosum*. — *Boll. Zool.*, 31(2): 891-905.

- RYLAND, J. S., 1959. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoan larvae — *J. Exp. Biol.*, 36: 613-631.
- SARS, M., 1857. Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Litoralfauna (Reisebemaerkninger fra Italien). — *Nyt. Mag. Naturvid.*, 9: 110-164.
- SCHENCK, D. A. VON, 1962. Spécialisation de la reproduction asexuelle de quelques hydroides vivants sur la Posidonia. — *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 32 (Suppl.): 117-122.
- , 1965. *Aglaophenia harpago*, a new species of the Plumulariidae (Hydroidea). — *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 34: 211-215.
- , 1966. Die Kormentektonik der Plumulariiden (Coelenterata). — *Rev. suisse Zool.*, 72(4): 885-1021.
- SCHNEIDER, D., 1959. Der Aufbau der Bugula-Tierstöcke und seine Beeinflussung durch Außenfaktoren. — *Biol. Zentralbl.*, 78(2): 250-283.
- SCHNEIDER, K. C., 1897. *Hydropolypen von Rovigno, nebst Übersicht über das System der Hydropolypen im Allgemeinen.* — *Zool., Jb., Syst.*, 10: 472-555.
- SEYBOLD, A., 1934. Über die Lichtenergiebilanz submerser Wasserpflanzen vornehmlich der Meeresalgen. — *Jahrb. wiss. Bot.*, 79: 593-654.
- ŠKRIVANIĆ, A., 1969. Hydrographic and biotical conditions in the North Adriatic: I. Hydrochemistry and some factors influencing hydrography (1964-1966). — *Thalassia Jugoslavica*, 5: 315-327.
- (Im Druck). Hydrographical and biotical conditions in the North Adriatic: II. Hydrochemistry and some factors influencing hydrography (1968-1970). — *Thalassia Jugoslavica*.
- ŠKRIVANIĆ, A., Z. PUČAR & S. KEČKEŠ, 1969. Hydrographical and biotical conditions in the North Adriatic: II. Penetration of light into the sea. — *Thalassia Jugoslavica*, 5: 329-335.
- STECHOW, E., 1911. Über Hydroiden der Deutschen Tiefsee Expedition. Ein neues Genus thekater Hydroiden. — *Zool. Anz.*, 37: 193-197.
- , 1912. Hydroiden der Münchener Zoologischen Staatssammlung. — *Zool. Jb., Syst.*, 32: 333-378.
- , 1919. Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete. — *Zool. Jb., Syst.*, 42: 1-172.
- , 1924. Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete, 2. Teil. — *Zool. Jb., Syst.*, 47: 29-270.
- STEMPELL, W. & A. KOCH, 1923. *Elemente der Tierphysiologie.* 2. Auflage, Jena: 762 pp.
- STRASBURGER, E., F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. SCHIMPER, 1958. *Lehrbuch der Botanik.* Stuttgart.
- SVOBODA, A., 1970. Simulation of oscillating water movement in the laboratory for cultivation of shallow water sedentary organisms. *Helgöländer wiss. Meeresunters.* 20: 676-684.
- , 1974. Beitrag zur Ökologie, Biometrie und Systematik der mediterranen *Aglaophenia* Arten (Hydroidea, Coelenterata). Dissertation, Wien 1974. (Universität Wien).
- , 1976. The orientation of *Aglaophenia* fans to current in laboratory conditions (Hydrozoa, Coelenterata). In: *Coelenterate Ecology and Behavior* (G. O. MACKIE, edit.). Plenum Press: 41-48.
- , 1978. In situ monitoring of oxygen production and respiration in Cnidaria with and without zooxanthellae. In: *Physiology and Behaviour of Marine Organisms* (D. S. MC. LUSKY & A. J. BERRY, eds.). Pergamon Press, Oxford & New York.
- TAYLOR, D. L., 1973. The cellular interactions of algal-invertebrate symbiosis. In: *Advances in Marine Biology* (F. S. RUSSELL & C. M. YONGE, eds.), 11: 1-56.
- , 1974. Symbiotic marine algae; taxonomy and biological fitness. In: *Symbiosis in the Sea.* (W. B. VERNBERG, edit.). The Belle W. Baruch library in Marine Science, 2: 245-262. Univ. South Carolina Press.

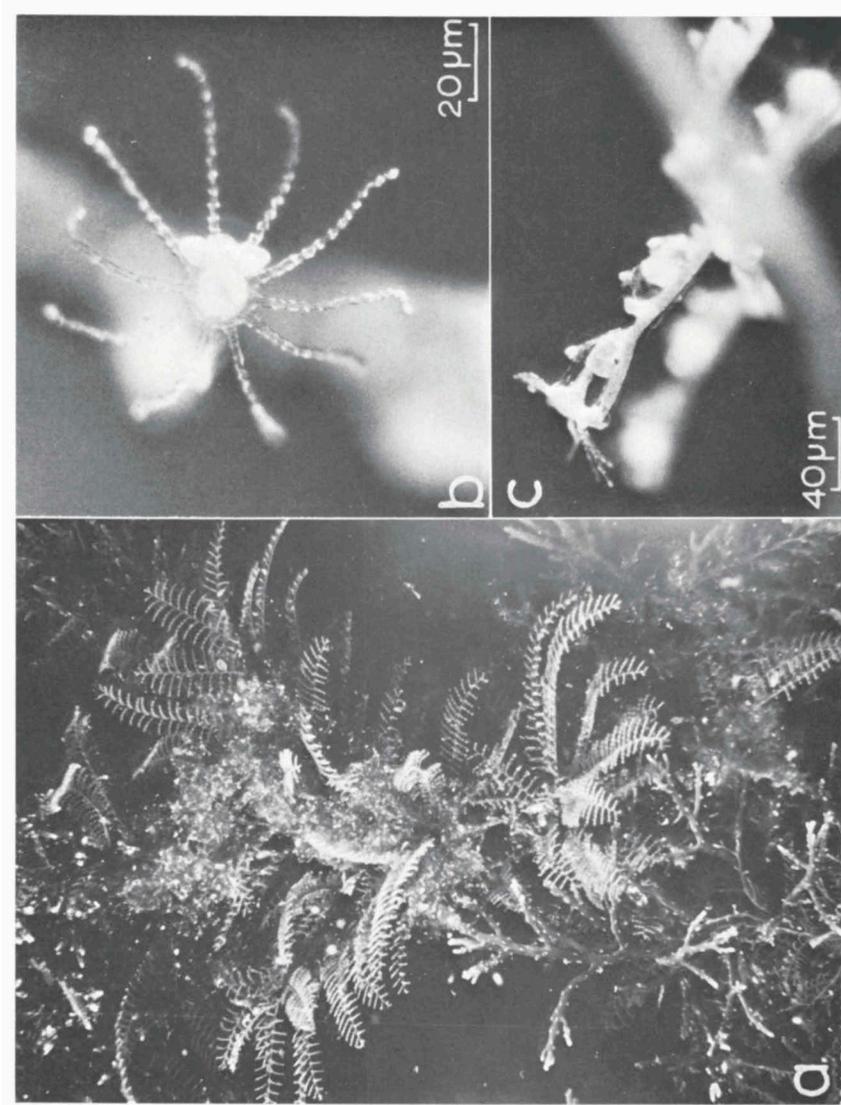
- THÉODOR, J. M. DENIZOT, 1965. Contribution à l'étude des Gorgones. I. A propos de l'orientation d'organismes marins fixés végétaux et animaux en fonction du courant. — *Vie Milieu*, 16: 237-241.
- TORREY, H. B. & A. MARTIN, 1906. Sexual dimorphism in *Aglaophenia*. — *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 3: 47-52.
- VATOVA, A., 1928. Compendio della Flora e Fauna del Mare Adriatico presso Rovigno. R. Comitato Talassografico Italiano, Venezia: 614 pp.
- , 1933. Osservazioni sul regime termoaline dell'Adriatico presso Rovigno nell 1930-31. — *Not. Ist. Biol. Rovigno, Venezia*, 9: 1-32.
- VELIMIROV, B., 1973. Orientation in the sea fan *Eunicella cavolini* related to water movement. — *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 24: 163-173.
- VERVOORT, W., 1946. Hydrozoa (C 1) A. Hydropolypen. — *Fauna van Nederland*, 14: 1-336.
- , 1959. The Hydroida of the tropical West coast of Africa. — *Atlantic Rep.*, 5: 211-325.
- , 1966. Bathyal and abyssal Hydroids. — *Galathea Rep.*, 8: 97-173.
- , 1968. Report on a collection of Hydroida from the Caribbean region, including an annotated checklist of Caribbean hydroids. — *Zool. Verh. Leiden*, 92: 1-124.
- WAINWRIGHT, S. A. & J. R. DILLON, 1969. On the orientation of sea fans (Genus *Gorgonia*). — *Biol. Bull.*, 136(1): 130-139.
- WARREN, E., 1908. On a collection of hydroids mostly from the Natal coast. — *Ann. Natal Mus.*, 1(3): 269-355.
- WELLS, J., 1956. Scleractinia. In: *Treatise of Palaeontology. Part F. (R. MOORE ed.)*: 328-443.
- WERNER, B., 1958. Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* (M. Sars), sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. — *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 6: 137-170.
- , 1963. Experimentelle Beobachtungen über die Wirksamkeit von Außenfaktoren in der Entwicklung der Hydrozoen und Erörterung ihrer Bedeutung für die Evolution. — *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 1963: 153-177.
- WILLIAMS, G. B., 1964. The effects of extracts of *Fucus serratus* in promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis* (Polychaeta). — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44: 397-414.
- YONGE, C. M. & A. G. NICHOLLS, 1931. Studies on the physiology of corals. IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae. — *Great Barrier Reef Exp. Sci. Rep.*, 1: 135-176.



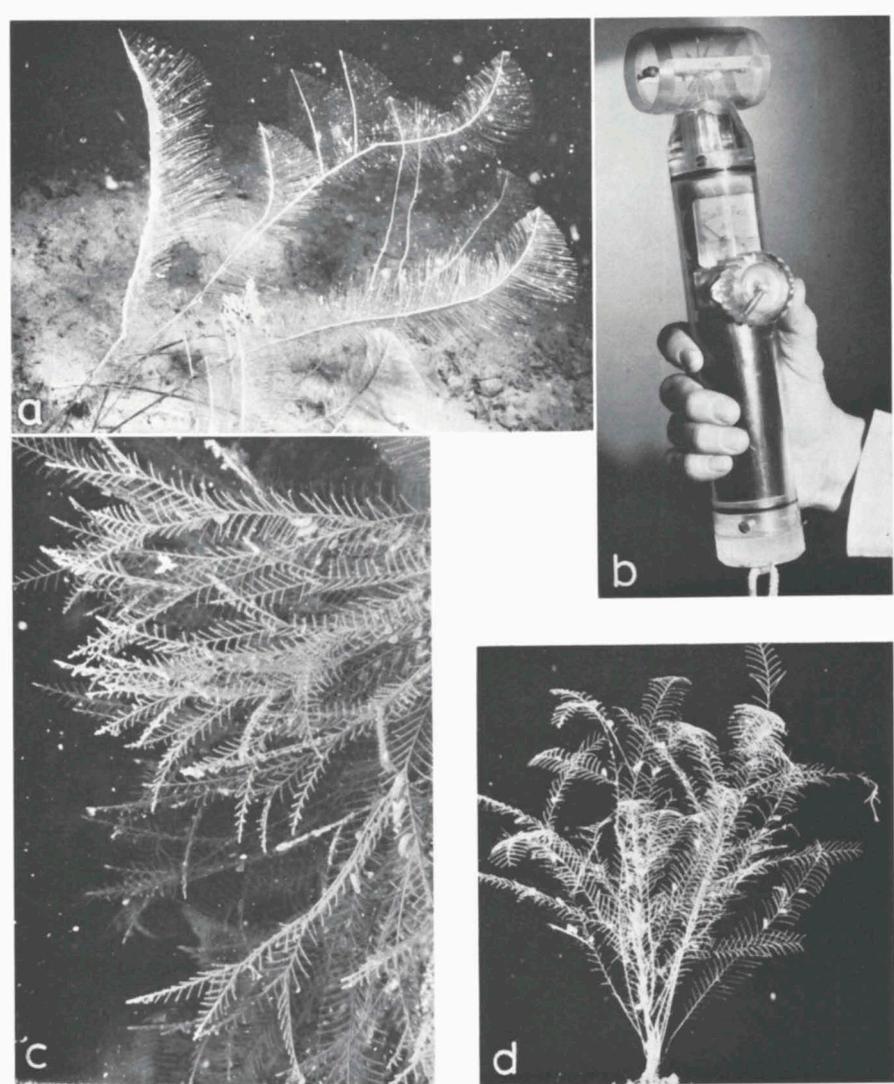
a, Frontal-Versalorientierung von *Aglaophenia picardi* in kleinräumigen Substratbereichen (Sv. Katarina, 3 m Tiefe). Die Pendelachse im Bild verläuft von links nach rechts; Substratkuppe mit gemischter Frontal-Versalorientierung in der Bildmitte; links und rechts von der Kuppe sind die Kormoide gegen den jeweiligen Bildrand orientiert. Eingblendeter Maßstab, Länge 20 mm. b, *Aglaophenia harpago* auf *Posidonia oceanica*, Küvettenaufnahme (Privić, 15 m Tiefe). Basis des Blattes links, Strömung von links nach rechts.



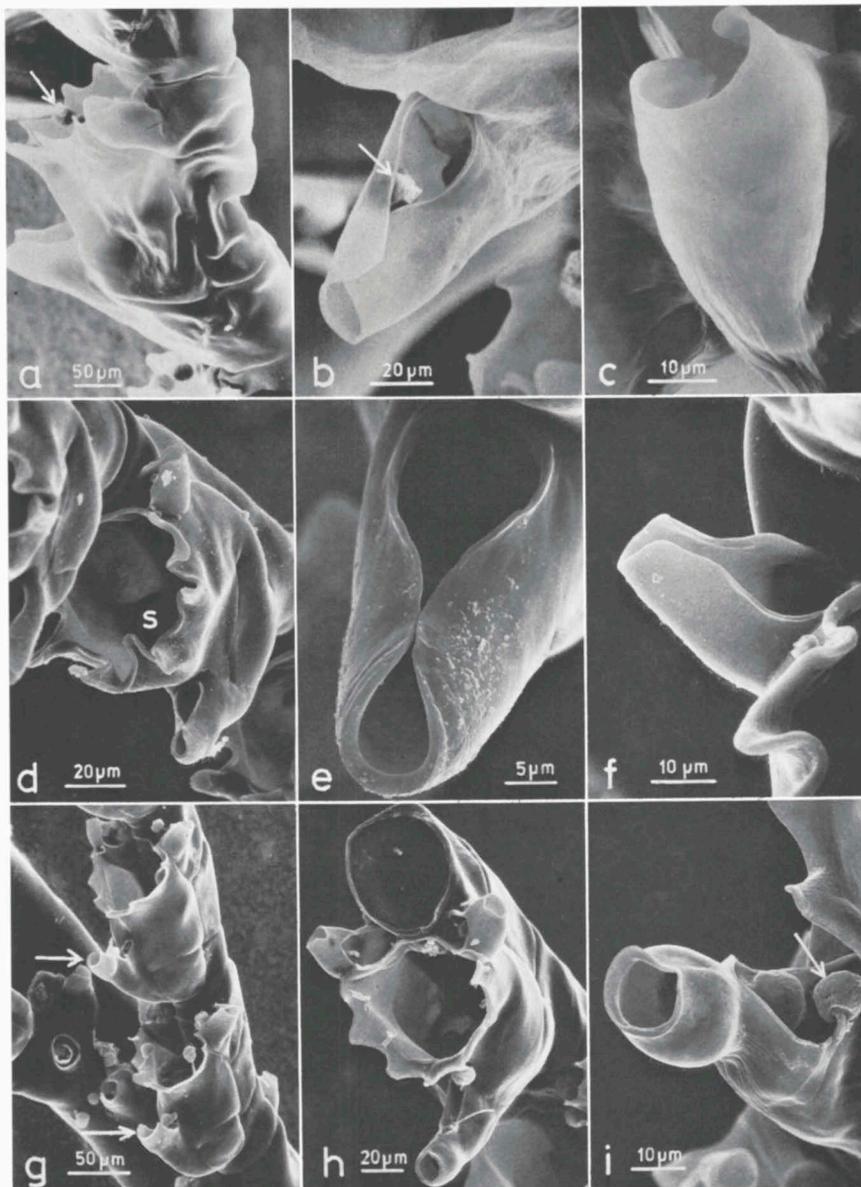
Aglaophenia elongata in schwacher Strömung (Banjole, 34 m Tiefe). Strömung von rechts nach links, Strömungsgeschwindigkeit 10-15 cm/sec. Eingblendeter Maßstab (rechts oben), Länge 20 mm.



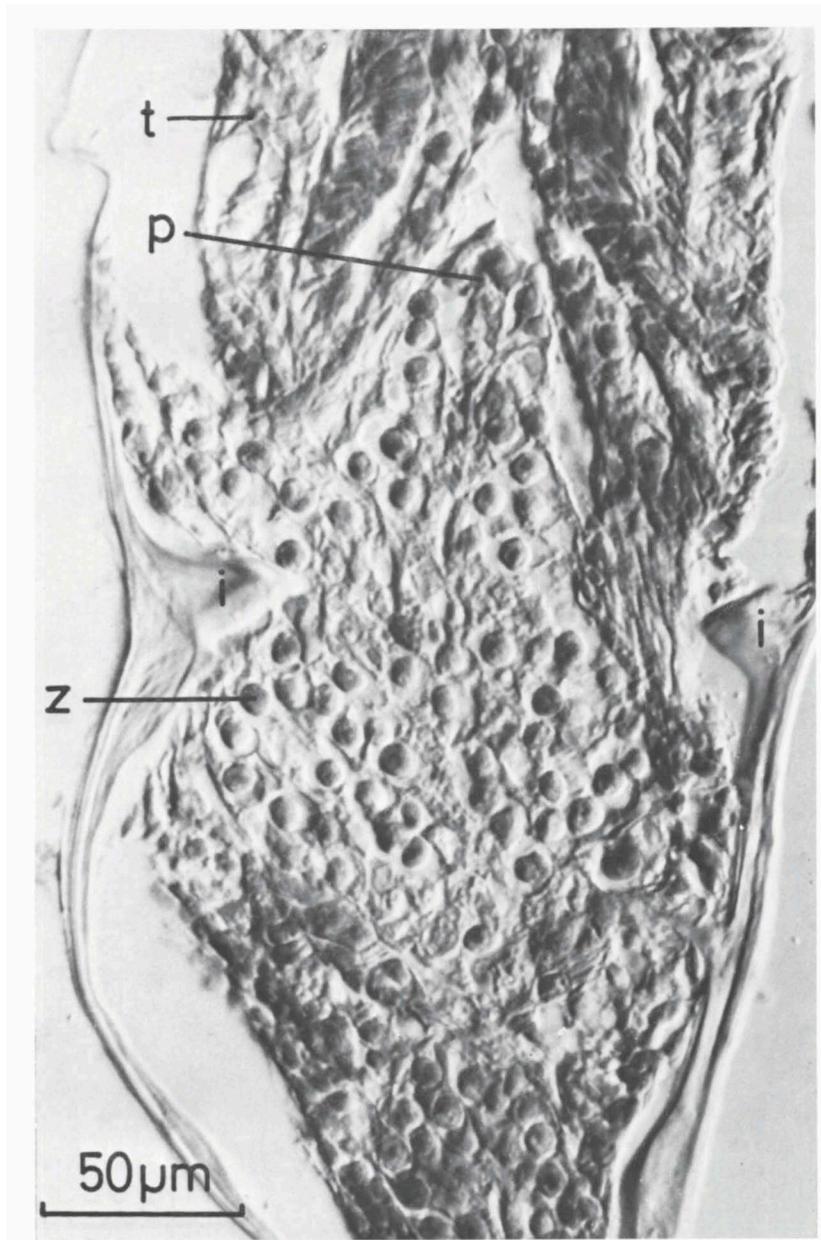
a, *Aglaophenia tubiformis* auf *Cystoscira barbata* in der Schwingungszone (Banjole, 4 m Tiefe). Die bei Windstille aufgenommenen Kormoide sind versal gegen die Algenbasis orientiert. Eingebendeter Maßstab, Länge 20 mm. b, c, Hydranth von *Aglaophenia harpago*, lebend; b, Proboscis mit 10 Tentakeln, rechts von der Proboscis die paarigen lateralen Nematophoren; c, Hydranth lateral, links bilateral-symmetrisch ausgebüchteter Magensack des Hydranthen, rechts der mesialen Nematophor. Küvettenaufnahmen, Rovinj.



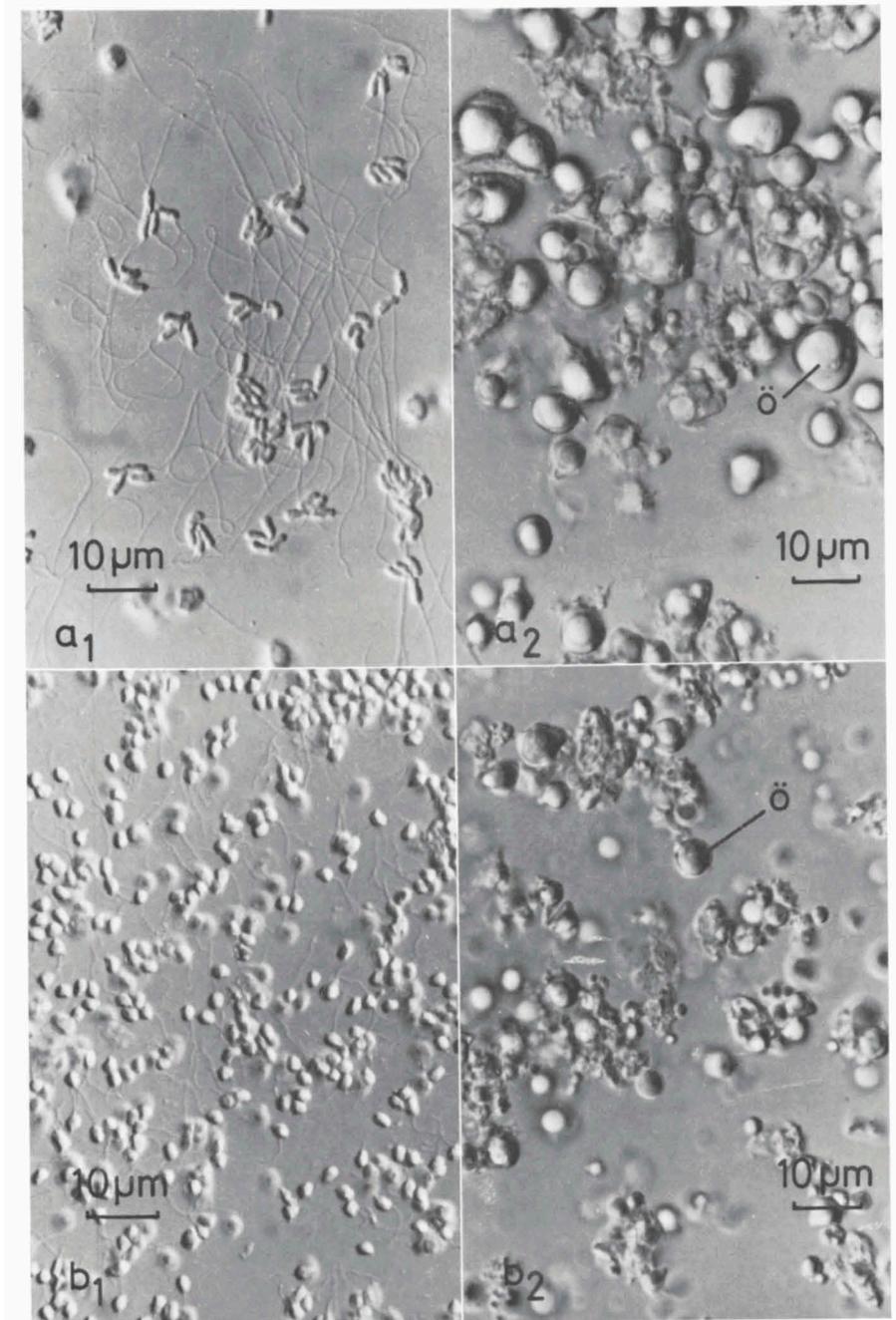
a, *Thecocarpus myriophyllum* in starker Strömung (Portofino, Italien, 60 m Tiefe). Bildausschnitt 60 cm, Strömung von links nach rechts, Strömungsgeschwindigkeit 20-30 cm/sec. b, Handströmungsmesser. c, Dichotom verzweigte *Aglaophenia tubiformis* in schwacher Strömung (Banjole, 16 m Tiefe). Strömung von rechts nach links. Eingblendeter Maßstab, Länge 20 mm. d, *Aglaophenia elongata* im ruhigen Wasser (Banjole, 36 m Tiefe). Apicalstolon am rechten oberen Bildrand.



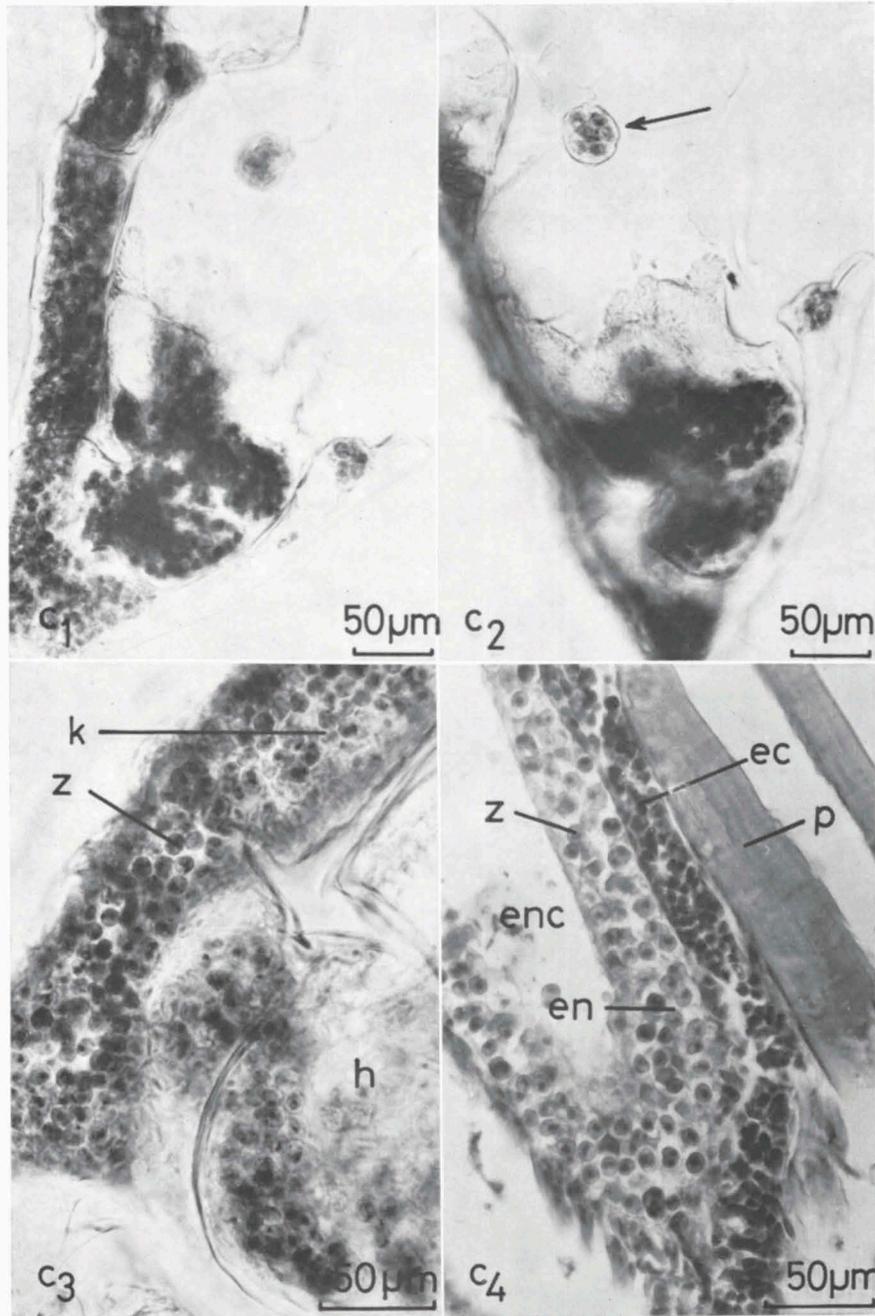
Nematotheken der *Aglaophenia*-Arten im Rasterelektronenbild (R.E.M., Cambridge MK II A). a, Kormidium von *A. tubiformis* mit epibiontischer Foraminifere; b, mesiale Nematothek von *A. tubiformis* mit epibiontischer Foraminifere; c, Nematothek der Corbulacosta einer männlichen *A. octodonta*; ober- und unterhalb der Nematothek die ovalen Öffnungen zwischen den Corbulacostae der männlichen Corbula; d, Kormidium von *A. kirchenpaueri* mit Aufsicht auf das Septum (s); e, mesiale Nematothek von *A. kirchenpaueri*; f, laterale Nematothek von *A. kirchenpaueri*; g, Kladium von *A. tubulifera*, vom Kaulus abzweigend; kaulusnächste Hydrothek mit rinnenförmigen Nematotheken, zweite Hydrothek mit rohrförmig geschlossenen Nematotheken. h, Kormidium von *A. tubulifera* am Kladienende; mesiale Nematothek und laterale Nematotheken rohrförmig geschlossen; i, mesiale Nematothek von *A. tubulifera* mit epibionten Protozoen. Die Proben a-c sind infolge der Gefriertrocknung deformiert. Die "critical point" Präparationsmethode (d-i) liefert bessere Resultate.



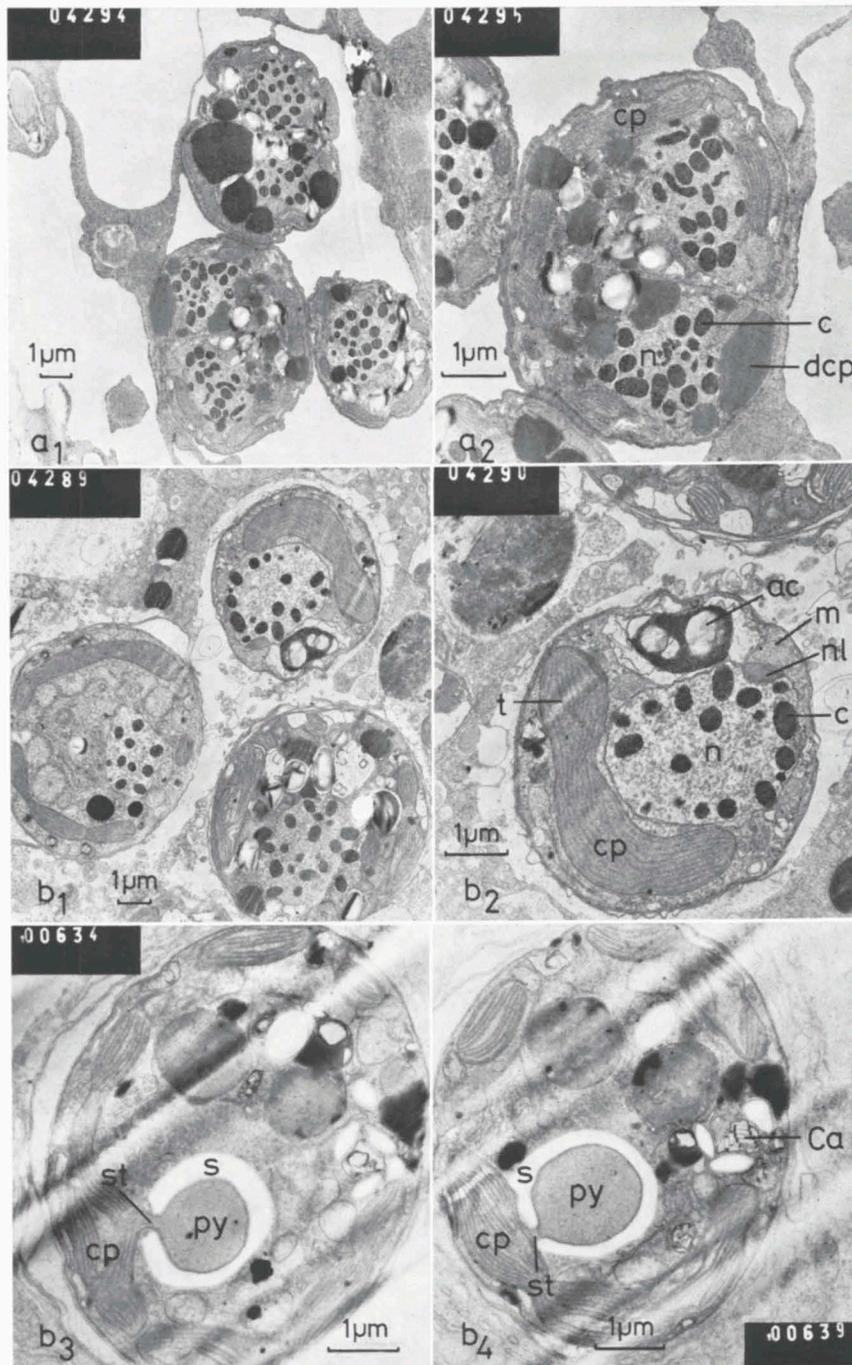
Intrathekalleisten von *Aglaophenia tubiformis* (Rovinj). Hydrothek sagittal, Interferenzkontrast, Reichert Zetopan. p, Proboscis des Hydranthen; z, Zooxanthellen; i, Intrathekalfalte; t, Tentakel des Hydranthen.



Histologie der Arten. Interferenzkontrast, Reichert Zetopan. a, *Aglaophenia octodonta*; 1, Quetschpräparat einer männlichen Gonophore. 2, Quetschpräparat einer weiblichen Gonophore, ö, Öltröpfchen. b, *A. picardi*; 1, Quetschpräparat einer männlichen Gonophore; 2, Quetschpräparat einer weiblichen Gonophore, ö, Öltröpfchen.



Histologie von *Aglaophenia tubiformis* (Hellfeld, Reichert Zetopan). 1, Zooxanthellen-nachweis im Trockenpräparat, Färbung mit Chlor-Zink-Jod-Lösung; 2, Präparat wie 1, epibiontische Foraminifere mit ingestierten Zooxanthellen; 3, Zooxanthellen im Totalpräparat, Färbung Chlor-Zink-Jod-Lösung, k, Kormidiensprossachse; h, Hydranth; 4, Kaulus quer, Färbung Hämalan-Eosin, p, Periderm; ec, Ectoderm; en, Entoderm; enc, Entodermkanal.



Ultrastruktur der Arten (Elektronenmikroskop, Zeiss EM 9 S 2). a, *Aglaophenia tubiformis*; 1, Zooxanthellen, *Gymnodinium microadriaticum*, in der Wirtszelle (Entoderm); 2, Zooxanthelle in Teilung, n, Nucleus; c, Chromosomen; cp, normale Chloroplasten; dcp, degenerierte Chloroplastenteile. b, *A. harpago*; 1, Zooxanthellen im Wirtsgewebe (Entoderm); 2, Ausschnitt von 1; n, Nucleus; c, Chromosomen; cp, Chloroplasten; t, Thylakoid; ac, Akkumulationskörper; m, Mitochondrien. 3, 4, Pyrenoid einer Zooxanthelle, Serienschritte, py, Pyrenoid; st, Stiel des Pyrenoids, frei von Thylakoiden; s, Stärkehülle; Ca, Exkretionsbläschen mit Ca-Oxalatkristallen; cp, Chloroplast.